



TITLE:

内湾生態系のモデル化と水質管理 手法に関する研究(Dissertation_全 文)

AUTHOR(S):

天野, 邦彦

CITATION:

天野, 邦彦. 内湾生態系のモデル化と水質管理手法に関する研究. 京都大学, 1998, 博士(工学)

ISSUE DATE:

1998-01-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3133254>

RIGHT:

内湾生態系のモデル化と水質管理
手法に関する研究

1997年10月

天 野 邦 彦

目 次

第1章 序論	1
第2章 鉛直一次元赤潮発生評価モデル	6
2.1 はじめに	6
2.2 制御実験系（マイクロコズム）内の <i>Chattonella antiqua</i> 増殖・集積実験	7
2.2.1 実験方法	9
2.2.2 実験結果	11
2.2.3 考察	18
2.3 <i>Chattonella antiqua</i> 増殖及び集積過程のモデル化	22
2.3.1 <i>C. antiqua</i> の増殖モデル	23
2.3.2 <i>C. antiqua</i> の窒素・リン摂取過程	29
2.3.3 <i>C. antiqua</i> の生態モデル	30
2.4 <i>Chattonella antiqua</i> 増殖モデルの検証	35
2.4.1 検証計算方法	35
2.4.2 検証計算結果	35
2.4.3 考察	42
2.5 まとめ	43
第3章 内湾における <i>Chattonella antiqua</i> 赤潮発生ポテンシャルに関する評価	48
3.1 はじめに	48
3.2 <i>Chattonella antiqua</i> の日周鉛直移動観測	48
3.3 検証計算結果	50
3.4 <i>C. antiqua</i> の日周鉛直移動限界	53
3.5 <i>C. antiqua</i> 生態モデルによる数値実験結果	54
3.5.1 モデル計算の環境・初期条件	56
3.5.2 動物プランクトンによる摂食のパラメータ	57
3.5.3 数値実験結果	58
3.6 考察	63

3. 7	まとめ	66
第4章	種間競合及び種組成遷移に関するモデル化	69
4. 1	はじめに	69
4. 2	植物性プランクトンの種組成遷移	70
4. 3	家島沖海洋メゾコズムフィールド実験	71
4. 3. 1	実験方法	71
4. 3. 2	実験結果	74
4. 4	種間競合及び種組成遷移のモデル	79
4. 4. 1	モデル構造	79
4. 4. 2	メゾコズム実験データを用いたモデル検証	80
4. 5	種間競合についての数値実験	87
4. 6	まとめ	88
第5章	秋期の東京湾奥部における底層の無酸素水塊の湧昇に伴う 青潮現象	91
5. 1	はじめに	91
5. 2	東京湾における風による成層破壊と鉛直循環による無酸素水塊の湧昇 (青潮現象の発生機構に関する知見)	92
5. 3	三次元流動モデルによる計算方法	93
5. 3. 1	モデル式	93
5. 3. 2	境界条件	96
5. 3. 3	座標変換	97
5. 3. 4	計算条件	98
5. 4	モデルによる再現計算結果	101
5. 4. 1	流速変動及びエネルギースペクトルの比較	101
5. 4. 2	水温・塩分の連続観測との比較	101
5. 4. 3	多点観測結果との比較	101
5. 4. 4	青潮発生時の計算結果	107
5. 4. 5	東京湾奥部における成層破壊に与える海面冷却の効果検証計算結果	126
5. 5	考察	127
5. 6	まとめ	130

第6章	内湾生態系保全にむけて	133
第7章	結論	140
謝 辞		144

第1章 序論

内湾は、人々に親水活動の場を提供すると共に、生物生産が高く水産資源、生態系保全の点からも重要な領域である。日本における代表的内湾、内海として東京湾、伊勢湾、大阪湾や瀬戸内海が挙げられるが、これら内湾、内海流域における近年の人間活動の活発化は、有機汚濁物質や一般に植物性プランクトンの成長にとって制限因子となる窒素及びリンの流入量の増大を招き、この結果、内湾水質及び環境は変化し、植物性プランクトンの過剰な増殖など、生態系への影響が見受けられる様になった。

内湾は、名の通り陸地で囲まれた地形のため、一般に外洋との水の交換が制限されており、一種の閉鎖性水域である。この様な閉鎖性水域の環境において有機汚濁を考慮する場合、外部（流域）からの流入有機汚濁負荷の他に、水域での水の滞留時間が長いことから一次生産者である植物性プランクトンの増殖に伴う有機物質すなわち内部生産による負荷が重要な役割を果たす様になる。このため、内湾における有機汚濁やその生態系への影響を検討するには、流域からの負荷に関する解析が重要であるとともに内湾における内部生産についての検討が重要な課題となる。

植物性プランクトンの過剰な増殖や有機汚濁の生態系への影響の中でも特に顕著な例として赤潮、青潮現象が挙げられる。これらは内湾の汚濁、生態系へのストレスの結果を示す好例である。赤潮は、大量に増殖した植物性プランクトンが水面に集積することにより着色する現象で、これに対して、青潮は有機物の分解等に起因して貧／無酸素化が進んだ底層水が吹送流によって湧昇することで起こる現象で、湧昇した貧／無酸素水塊が青白色を呈することからその名がつけられている（例えば渡辺、木幡1995）。

赤潮プランクトンの中には毒性を持ち直接他の生物に害を与える種と特に毒性を持たない種がある。また、顕著な増殖に至らなくても他の生物に対して毒性を持つものもあるので、単純に生物量の増大のみに着目して赤潮と呼ばずに、米国ではHAB（Harmful Algal Bloom）と呼ぶ傾向になっている（Anderson 1995）。本論文では赤潮プランクトンの生態的毒性について議論しないわけではないが、むしろ大量に増殖、集積した赤潮プランクトンがやがて有機汚濁として貧／無酸素化を招く点において問題であるとの視点から検討するため大量に増殖、集積したプランクトンの呼称として赤潮を用いる。本論文で議論する赤潮、青潮に代表される生態系破壊現象は、いずれも有機物（特に大量増殖したプランクトン）が分解される過程で起きる貧／無酸素化が生態系を破壊する問題となることにおいて共通している。

植物性プランクトンの増殖については従来の研究より、成長に必須な元素のうち特に窒素及びリンの環境中における利用可能量が最も少ないため、これらの元素が増殖を制限する制限因子と考えられている。これら制限因子である窒素及びリンが人間活動の活発化に伴い内湾に多量に流入すると植物性プランクトンの増殖が増大する（例えば National Research Council 1993）。植物性プランクトンの大量発生による赤潮の様な現象は甚大な漁業被害を引き起こすことからその対策が望まれるところとなり、環境基準の設定、また、窒素、リンの排水規制及びCODの排出総量規制等の規制の制定につながった（例えば 須藤 1996）。しかし排水に対する規制を設定しようとするれば社会の様々な部門との利害関係が発生することは必至で、その科学的根拠が厳しく追及されるし、種々の規制や対策が環境基準を満たすために実効的なものとなるためには予めそれらの影響について定量的に評価する必要がある。そのためには制限因子である窒素及びリンを始めとして植物性プランクトンの成長に影響を与える物質循環や水温、光等の物理的要因、またこれらの変化を規定する水の流動の影響について統合的に評価する必要がある。

従来より定量的評価を行うための数多くの試みがなされてきているが、特に最近20年間は生態系のシミュレーションモデルが飛躍的に進歩し活発に利用されるようになった。Jørgensen (1994)はこの傾向の理由として次の3つを挙げている。

- 1) 非常に複雑な数式からなるシステムの取り扱いを可能にしたコンピューター技術の発達。
- 2) 完全に汚染を除去すること (Zero Discharge) は不可能であるが、限られた経済資源を利用して適切な汚染管理を行うことを含めて汚染の問題の一般的理解のためには汚染が生態系に与える影響について慎重かつ正確な検討が必要であるため。
- 3) 環境及び生態系の問題についての知見が増えたこと。特に、生態系の特性と環境要因の定量的関係に関する知見を得たこと。

上の3つの理由は、そのまま日本の環境行政においてもシミュレーションモデルの果たす役割が増大している理由としても的を得たものである。特に近年のコンピューターの発達は、内湾の物理・生物・化学的環境変化を、要素毎に分割し表現した方程式を順次解くことで外力に対する生態系の反応を評価する複雑なシミュレーションモデルの利用を可能にした。しかし、生態系シミュレーションは多くの場合、必要な各種入力パラメータが不確定なことが多く、計算結果に大きく影響を及ぼすパラメータでさえ、経験的に設定されていることもあり、このような場合は、外部条件が変化した場合の反応を的確に表現できるかという疑問が常につきまとうことになる。このためシミュレーションが成功するためにはモデル化に際して如何に生態系の特性を適切に表現するかということと入力するパラメータ、及び入力データが正確である必要がある。

本研究の主題は、内湾生態系のモデル化と解析より得られた知見に基づく内湾における水質管理手法である。内湾生態系については特に生態系への影響が顕著な赤潮現象のメカニズムを明らかにすることを目的にモデル化を行った。この際にもモデルの良否は、赤潮の原因となる藻類の生態についての知見を基に、如何に適切に現象に立脚したモデル化と必要なパラメータの評価を行うことに規定されることは前述の通りである。このため本研究においては、まず赤潮原因プランクトンの生態についての知見を得るために国立環境研究所において行われた室内培養実験、制御実験系（マイクロコズム）、現地隔離水塊（メゾコズム）を用いた実験結果に基づいてモデル化を行い、赤潮発生に至るまでの過程の再現を試みた。さらに海洋環境がプランクトンの種組成変化に与える影響についても、モデルによる実験結果の検証を通して考察を行った。また、青潮現象に見られるように内湾における流動が生態系に与える影響は非常に大きいため、この影響評価が可能となるように3次元循環モデルを適用して東京湾奥における青潮発生の再現計算を行った。これらのモデルを利用することで赤潮、青潮現象発生の機構が明確になると共に内湾生態系保全の観点から水質管理を行うための基礎的資料が提供可能になると考える。

以下に、各章ごとの要約を述べる。序章に続く第2章では国立環境研究所においてとり行われた制御実験系（マイクロコズム）を用いた実験結果についてのとりまとめと、これに基づく鉛直一次元の赤潮プランクトン生態モデルの作成、検証を行った。2章では特に本研究において赤潮原因藻類として対象にする *Chattonella antiqua* の日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取というそのユニークな生態特性のモデル化を行った。*C. antiqua* の日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取という特性をモデルにおいて再現するため、通常良く用いられるプランクトンの増殖率を周囲水に含まれる栄養塩濃度の関数で表す Monod タイプのモデル (Monod 1949) でなく、増殖率を細胞内の栄養塩含量 (cell quota) の関数として表す Droop タイプのモデル (Droop 1973) を採用したとこととプランクトン細胞濃度を表す変数については移動速度を与えて日周鉛直移動を再現したところにおいて特徴的なモデルを作成した。

ここで赤潮原因藻類として *C. antiqua* を選定したのは、その生態特性が詳細に研究されておりモデル化に必要なパラメータが入手可能なことがまず挙げられる他、瀬戸内海において養殖漁業に大きな被害を与えた種で我が国における赤潮原因藻類としての重要性による。岡市 (1987) は我が国における最近の赤潮発生状況についてまとめているが、近年漁業被害を伴うなど深刻な影響を与えている赤潮原因藻類としては *C. antiqua* に代表されるラフィド藻及び渦鞭毛藻が主なものと考えられ、渦鞭毛藻類も *C. antiqua* 同様、日周鉛直移動を行い表層に集積して赤潮を形成することから、本研究における赤潮原因藻類のモデル化のアプローチは一般性を持つと考えられる。

第3章では、播磨灘の家島諸島の沖に設置された隔離水塊（メゾコズム）を用いた実験において観測された*C. antiqua*の日周鉛直移動データに第2章で作成した*C. antiqua*の生態モデルを適用し室内実験では検証できなかった日周鉛直移動のモデルの検証を行った。詳細に*C. antiqua*の栄養塩摂取と増殖を測定したマイタロコズムによる実験と現場スケールで日周鉛直移動が観測されたメゾコズムを用いた実験から得られた知見は相互補完的なものである。これにより赤潮発生の必要条件を定量的に評価するモデルとして*C. antiqua*の生態モデルが確立し、このモデルを利用して種々の環境条件の下で数値実験を行うことで、赤潮発生の潜在的可能性を定量的に評価することが可能となった。

第4章では、第3章で作成したモデルを異なる種類のプランクトンの種間競合と種組成遷移を表すモデルに発展させた。このモデルは、人為的な栄養塩注入が行われたり表層における混合状況が変化する状況で、プランクトン種組成遷移が起こることを示したメゾコズム実験結果を用いて検証した。赤潮の発生メカニズムについては、数多くの仮説があるが、原因となる植物性プランクトンが何らかの成長促進を受けて、急激に増殖するin-situ growthであると考えられるものが多かった。しかし、*C. antiqua*の増殖速度は、一般に存在する他の藻類（例えば珪藻類 *Skeletonema costatum*）の増殖速度に比べて低く、増殖速度の高さによって優占種となるのではなく、日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取という特性が浅い栄養塩成層という環境条件と組合わさることで優占種となり大量発生につながるという赤潮発生の仮説をモデルは再現した。

第5章では、青潮現象の発生機構の解析を目的に乱流完結モデルである3次元海洋循環モデルのPrinceton Ocean Model (Blumberg and Mellor 1983, 1987) を東京湾に適用し、現地観測データを用いてモデルの検証を行うと共に、青潮現象が生起する際の物理的過程を再現した。第4章までにおいて考察の対象とした赤潮現象とは異なり、青潮現象は特定のプランクトン種によって起こるものではなく、むしろ湾の成層化と風による成層破壊に伴う湧昇流が原因となっていると考えられるため、第5章では視点を変えて湾における流動場が水質及び生態系に与える影響を評価するために3次元海洋循環モデルを用いて青潮現象について考察を行った。

第6章においては、第5章までに作成或いは適用してきたモデルを内湾生態系保全の観点から水質管理を行う上でどの様に用いることができるか、また今後の内湾生態系保全について議論を行った。

参考文献

- Anderson, D. M., 1995. Toxic red tides and harmful algal blooms: A practical challenge in coastal oceanography. *Reviews of Geophysics, Supplement*, pp1189-1200.
- Droop, M. R., 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae, *J. Phycol.*, 9, pp264-272.

Jørgensen, S. E., 1994. *Fundamentals of ecological modelling* (2nd edition). Developments in environmental modelling 19, Elsevier, Amsterdam.

Monod, J., 1949. The growth of bacterial cultures. *Ann. Rev. Microbiol.*, v3

National Research Council, 1993. *Managing wastewater in coastal urban areas*, National Academy Press, Washington, D. C.

岡市友利（編）、1987. 赤潮の科学、恒星社厚生閣

須藤隆一（監修）、1996. 内湾・内海の水環境、ぎょうせい

渡辺正孝、木幡邦男、1995. 内湾の環境保全 赤潮の発生機構と青潮の生成環境、環境科学会誌、8(4): pp449-460.

第2章 鉛直一次元赤潮発生評価モデル

2.1 はじめに

赤潮や青潮現象を解析し、その予測に利用可能な内湾生態系の数値解析モデルを作成することが本研究の一つの目的であるが、現実の内湾において赤潮や青潮現象に関係し生起する物理、化学、生物学的過程は無数に存在しこれら全てをモデル化するというのは不可能と言える。本研究において研究対象とするモデルはコンピューターを用いて計算する数値解析モデルであるが、生態系モデルのみならず、そもそも数値解析モデルは解析対象とする現象について解析目的或いは興味に基づいて本質的かつ重要と考えられる特徴を抽出し、これらを数式の組み合わせによって表現することで現象を模擬するものである。このために同一の現象を対象としても解析目的及び興味が異なれば、異なるモデルが必要となることもある。Beck(1983)は数値解析モデルを6つの基準で分類している。この6つの分類とは、(1) 研究用か管理用か (2) 分布を考慮するかしないか (3) 線形か非線形か (4) 統計論的か決定論的か (5) 非定常か定常か (6) 内部構造を考慮するかブラックボックスかという分類でどのような組み合わせになるかは解析の目的や興味により決定される。本研究において内湾における生態系及び水質の変化を取り扱うモデルを数種類使用するが、全てのモデルについて研究対象が内湾生態系のモデル化であり、特に赤潮や青潮の様な生化学的、物理的現象が複雑に関連した現象の解析のため、非線形、決定論的、非定常で内部構造を極力考慮するモデルという位置づけになる。研究用か管理用かという点については、管理に使用しうる研究用モデルという位置づけで、分布という点では、第2～4章では鉛直一次元のモデルを基本に赤潮原因藻類及び他の藻類に関する生態系モデルを作成し、実験結果と比較し検証を行った。これに対して第5章では内湾における流れの影響について検証するために、3次元循環モデルを利用し、内湾の物理過程の解析を行った。

第2～4章において赤潮原因藻類及び他の藻類に関する生態系モデルを鉛直一次元のモデルとした理由は、後述するように赤潮の形成には栄養塩成層という鉛直方向に顕著な特徴が極めて重要な役割を果たしていることに注目して現象解析に臨むためであり、また、赤潮原因藻類として特定されているプランクトン種の生態モデルの開発に重点を置いたために一次元のモデルを採用した訳で、単純に簡単化を行ったのではない。実際、検証に用いた実験条件の再現には一次元モデルで十分であるし、第2～4章において作成、検証された赤潮原因藻類及び他の藻類に関する生態系モデルは、将来的に必要な応じて二次元、三次元のモデルに発展させることも可能である。この様に、無数に存在する物理、化学、生物学的過程に係わる法則群（数式

群)をどのように組み合わせてモデル化を行うのかは、従来からの研究より得られる知識と、新たに実験、観測から得られる知見に基づいて検討される。さらに、作成したモデルが管理用としても有用なものとなるためには、赤潮や青潮現象を適切に表現するかという有効性を現地観測結果等と比較することで確認する必要がある。

本章では、従来からの研究及び実験から得られる知見に基づき生態系モデルの基本として内湾、特に瀬戸内海における代表的赤潮原因藻類である*Chattonella antiqua*の増殖・集積過程のモデル化を行う。モデル化に際しては、モデル構造が*C. antiqua*の生態特性を的確に表現していることが必須である。ここで言う生態特性とは*C. antiqua*の活性細胞が光、温度、海水の栄養塩濃度等の環境要因に対してどの様に反応し増殖或いは死滅するのかということであり、モデル化は増殖率や栄養塩摂取速度等のパラメータを環境要因の関数として表すことを目指すことになる。一般に植物性プランクトンを変数として含む生態系モデルは対象となる場(例えば内湾)を水質特性が一樣と考えても差し支えない領域に分割しこれをコントロールボリュームとし、それぞれのコントロールボリュームにおける移流、拡散、沈降等からなる物質収支を表す基本式を組立て、逐次水質変化の計算を行う。モデル中の変数としては植物性プランクトンの他にその増殖を制限する因子(光、水温、窒素・リン濃度等)や捕食により植物性プランクトンの生物量に影響を与える動物性プランクトンを含む場合が多く、これら変数間の相互関連性を独自のモデル化により表している。*C. antiqua*の生態モデルの作成に際しては、後述するように日周鉛直移動、夜間栄養塩摂取といった特異な生態を適切にモデル化する必要性があるため、通常の培養実験から得られる知見だけでは不十分であった。このため、国立環境研究所において種々の条件の下に制御実験系(マイクロコズム)を用いた*C. antiqua*増殖・集積過程実験がとり行われた。2.2節では、このマイクロコズムを用いた実験結果について引用し(国立環境研究所 1992)、*C. antiqua*の日周鉛直移動、夜間栄養塩摂取に関して明らかになった知見について記述する。2.3節では、*C. antiqua*の増殖に対する光・温度・塩分・栄養塩の影響をモデル化すると共に*C. antiqua*の日周鉛直移動を表現しうる数値モデルの開発について述べる。さらに2.4節では、作成したモデルをマイクロコズムを用いた実験に適用し実験結果と比較することでモデルの検証を行うと共に、マイクロコズムを用いた実験及び数値解析を通して得られた知見と*C. antiqua*の増殖・集積機構について考察を加える。

2.2 制御実験系(マイクロコズム)内の*Chattonella antiqua*増殖・集積実験

鞭毛藻等遊泳機能を有する藻類の集積過程において、従来より日周鉛直移動による栄養塩摂取と蓄積の生態的意義は従来より多く議論されてきている。一つの例として渡辺ら(1987)は、底層にのみリンが存在するリン成層条件下において*Heterosigma akashiwo*による底層にお

る夜間リン摂取を実験的に明らかにした。

光と栄養塩が異なる場所で利用できる成層した条件における、日周鉛直移動を行う鞭毛藻等の遊泳機能を有する藻類の優位性は、多くの研究者が指摘してきたところであり(例えば、Eppley et al. 1968, George and Heaney 1978, Harris et al. 1979, Heaney and Talling 1980, Heaney and Furnass 1980, Cullen and Horrigan 1981, Heaney and Eppley 1981, Frempong 1984, Lieberman et al. 1994)、成層した条件における鞭毛藻の優占の理由として着目されている。

ここで対象とする赤潮原因藻類の日周鉛直移動は、動物性プランクトンが示す日中は底層に移動し夜間に表層に移動するパターンとは全く逆の位相を持っており、日中は光を利用できる表層に、夜間は栄養塩豊富な底層に移動する。本実験で対象とした*Chattonella antiqua*は、瀬戸内海において、赤潮原因となる代表的な藻類でラフィド藻に分類される。赤潮発生時の現地の表層水の窒素・リン濃度は*C. antiqua*にとって増殖制限因子となり得るレベルであるが、夏期安定成層条件下において底層では窒素が約 $5\mu\text{M}$ 、リンは約 $0.5\mu\text{M}$ 程度存在し、鉛直移動可能な*C. antiqua*は底層で栄養塩を摂取し蓄積することで増殖し続けることが可能で、浅い栄養塩成層が形成された際には他の藻類に比べて有利になり赤潮を引き起こすまで増殖・集積するに至っていると考えられる。図-2.2.1は、日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取の概念図である。

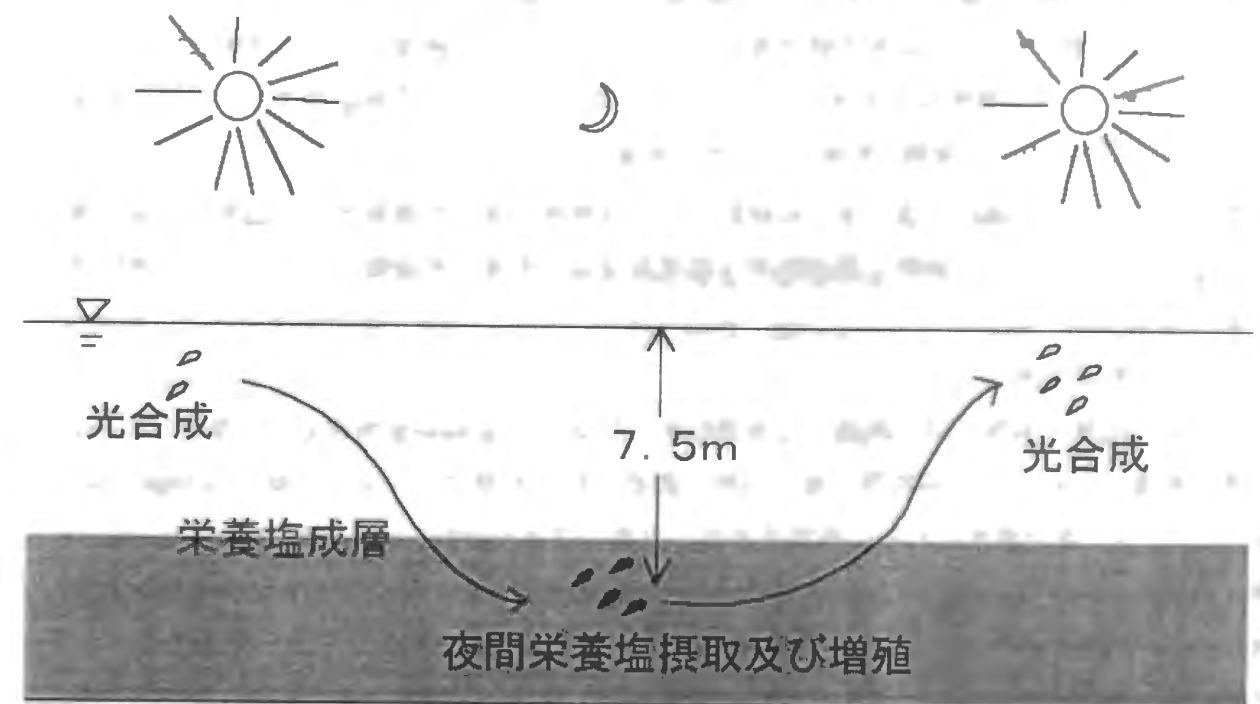


図-2.2.1 *C. antiqua*の日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取の概念図

栄養塩成層が形成された環境においては、日周鉛直移動に伴って *C. antiqua* 細胞の周囲水の栄養塩濃度は急速に変化する。このような状況下での増殖特性は一般的なフラスコレベルでの培養実験から得られるものとは異なる可能性があるし、フラスコ内では日周鉛直移動の位相や移動速度の算定も不可能である。しかし現実には栄養塩成層が存在する場所に適用し、*C. antiqua* の増殖・集積機構を解析するモデル作成のためには、日周鉛直移動の位相や移動速度を始め、栄養塩成層下での日周鉛直移動に伴う細胞内炭素、窒素、リンの挙動に関する詳細な知見が必要であることは言うまでもない。このため本節では、大型タンク内の環境を制御しながら海洋環境をシミュレートし藻類増殖に影響を与える諸要因を個別に解析するために作成された制御実験系（以下マイクロコズム）を用いて行われた実験結果を用いてモデル作成に必要な基本情報を整理する。国立環境研究所において実験に用いられたマイクロコズムは、内面にガラスライニングを施した高さ 2 m、内径 1 m、容量 1 m³ の鋼鉄製培養槽と周辺機器からなる大量無菌培養装置（図-2. 2. 2）であり、瀬戸内海に見られる様な安定塩分・栄養塩成層を実際にタンクの中に作成しモデル作成のために必要な上記の各種情報を実験的に解析することが可能である。以下に、本装置を用いて異なる条件の下で行われた *C. antiqua* の日周鉛直移動実験について方法、結果を簡潔にとりまとめ、モデル作成に必要な事項を抽出することにする。

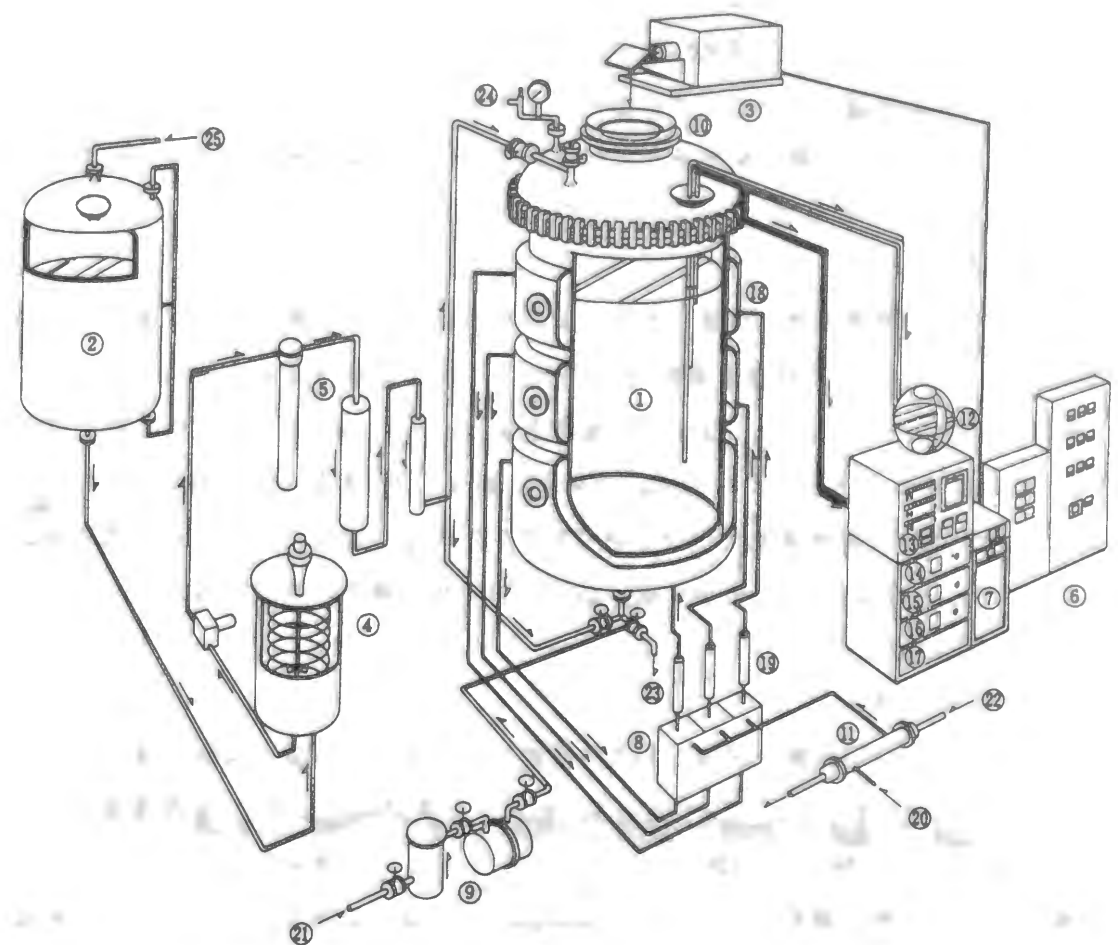
2. 2. 1 実験方法

実験では *C. antiqua* (Hada) Ono(NIES-1) の無菌クローン株が用いられた。三角フラスコ（2～3 l）中 1 l の培地で *C. antiqua* を予備培養し、マイクロコズムに接種された。実験には f / 2 培地 1 m³ が用いられ、照明は 5 kW のキセノンランプで与えられ、午前 6 時点灯、午後 6 時消灯の 12 : 12 時間の LD 周期、明期での照度が表層の中央で約 530 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ となるよう調整されていた。水温は 20.5℃ に設定され、培養槽下部から滅菌された空気を入れて攪拌培養された。以下にリン制限、窒素制限、窒素及びリン制限の 3 実験ケースについて実験方法を記述する。

(1) リン制限実験

リン制限（成層）実験の第 1 段階では予備培養した 1 l の *C. antiqua* を接種し初期濃度 7 cells/ml にて攪拌培養が行われた。細胞数は毎日 14 時に測定され、初期のオルトリン酸 ($\text{Pi}:\text{NaH}_2\text{PO}_4$) 濃度は 1.3 μM 、塩分濃度は 31‰ に設定された。培養 10 日目の 9 時における細胞数は 983 cells/ml に達し培地中の Pi は完全に欠乏状態となった（細胞濃度の 1 日の増加量と元の細胞濃度の比で表される比増殖速度の平均値は $\mu = 0.55/\text{day}$ であった）。

実験の第 2 段階では培養 10 日目の 10 時に曝気を停止し *C. antiqua* を上層に集積させた。この時の表層での細胞濃度は 24,100 cells/ml に達していた。ここで培養槽の底部中心のバルブを開け、下層から約 100 l を抜き取り、その後同量のリン添加培地（22.6 μM ; NaH_2PO_4 ）でかつ塩分濃



- ①培養槽 1m³ 内面材質ガラスライニング ②ストレージタンク 10m³ 同左
 ③ランプハウス (Xe) ④溶解槽 200l ⑤海水除菌装置 ⑥操作盤 ⑦キセノンランプ用整流器
 ⑧温調槽 ⑨空気除菌装置 ⑩凹レンズ ⑪熱交換器 ⑫サンプリング装置 ⑬塩分計
 ⑭pH計 ⑮濁度計 ⑯蛍光光度計 ⑰ポンプ弁 ⑱ジャケット ⑲ヒーター ⑳井水より
 (21)コンプレッサーより (22)冷媒 (ブライン) (23)排水 (24)安全弁及び圧力計
 (25)海水搬入

図-2. 2. 2 マイクロコズム概略図

度が少し高い (33.6‰) 培地を下層より注入し、リン及び塩分の安定成層が形成された。この塩分差 ($\Delta S = 2.6‰$) が鉛直混合を防止し、安定した栄養塩成層を維持し続けることが可能となった。13時と23時に鉛直5点でサンプリング（各点 2l）が行われ、水温、塩分、栄養塩、細胞濃度、細胞中の炭素、窒素、リン量が測定された。サンプリングはテフロンチューブを通し

て5lの三角フラスコにアスピレーターを用いて吸引採水された。細胞濃度の測定にはコールターカウンターT A - IIが使用された。細胞中炭素・窒素量はGF/Cフィルターにサンプル500mlを濾過しギ酸アンモニウム水溶液で洗浄後80℃で48時間乾燥後、柳本CHNコーダー・MT 3を用いて測定された。懸濁態全リン (P T P) はペルオキシ 2 硫酸カリによる分解を行い、サンプル中の有機リンをオルトリン酸に変化させて分析試料とした。溶存無機態リン (D I P) は通常の方法によりTechnicon社製オートアナライザーA A II型を用いて分析が行われた。

(2) 窒素制限実験

実験手法は(1)のリン制限実験と同様である。窒素制限(成層)実験の第1段階では初期細胞濃度は7cells/mlであった。初期窒素濃度(Ni; NaNO₃)は36.0μMで塩分は31‰であった。培養9日目の9時に細胞数は557cells/mlとなり、比増殖速度はμ=0.62/dayであった。第2段階では培養9日目の10時に曝気を停止し、*C. antiqua* は表層に集積した(表層での細胞数は6,508cells/ml)。この時点で培地中の窒素濃度は13.8μMであり欠乏状態とはならなかった。曝気停止後、窒素添加(651.5μM; NaNO₃)したやや高い塩分(33.8‰)濃度の培地を導入し、安定した窒素成層状態が形成された。

(3) 窒素・リン制限実験

実験手法は(1)のリン制限実験と同様である。窒素・リン制限(成層)実験の第1段階では初期細胞濃度は3cells/mlで塩分は31.5‰であった。初期リン濃度は1.2μMで窒素濃度は58.1μMであった。培養10日目の9時に細胞数は1,044cells/mlとなり、比増殖速度はμ=0.62/dayであった。培養10日目の10時に曝気を停止し、*C. antiqua* を表層に集積させた。この時の表層での細胞数は17,480cells/mlであった。PO₄-P濃度は0.1μM、NO₃-N濃度は19.0μMであり、窒素は完全には欠乏状態ではなかった。曝気停止後、リン(23.4μM; NaH₂PO₄)と窒素(678μM; NaNO₃)の添加された塩分濃度の少し高い(33.8‰)培地を底層に導入し窒素・リン成層が形成された。

2. 2. 2 実験結果

(1) リン制限(成層)

培養10日目の9時には細胞数は983cells/mlで、細胞内リン含量は1.12pmol/cellと最小リン含量(1.0pmol/cell)に近い値であった(図-2. 2. 3)。2. 2. 1(1)で述べたように、培養10日目の10時に曝気を停止し、*C. antiqua*を表層に集積させた後、底部の約100lを高塩分、リン添加培地で置き換えた。この結果形成された安定成層条件下(図-2. 2. 3及び2. 2. 4(a), (b))で、*C. antiqua*は照明が消える1~2時間前に底層へと移動し底に集積層を形成する(図-2. 2. 4(c)、23時)。リン欠乏細胞はリン豊富な底層に達し、夜間リン摂取を行って、細胞内リン含量の増加(培養10日目13時:1.12pmol/cellから培養10日目23時:2.04

pmol/cellへと増加)から明らかとなった(図-2. 2. 3)。表層への移動と細胞分裂は、その時間が重複(2~6時)しており、細胞内リン含量はその期間中減少する。また、照明が点灯する2~3時間前に表層への移動が始まることが明らかになった。培養11日目の表層(13時)では細胞内リン含量は1.23pmol/cellであった。このような日周鉛直移動と底層でのリン摂取が実験期間中繰り返された(図-2. 2. 3)。

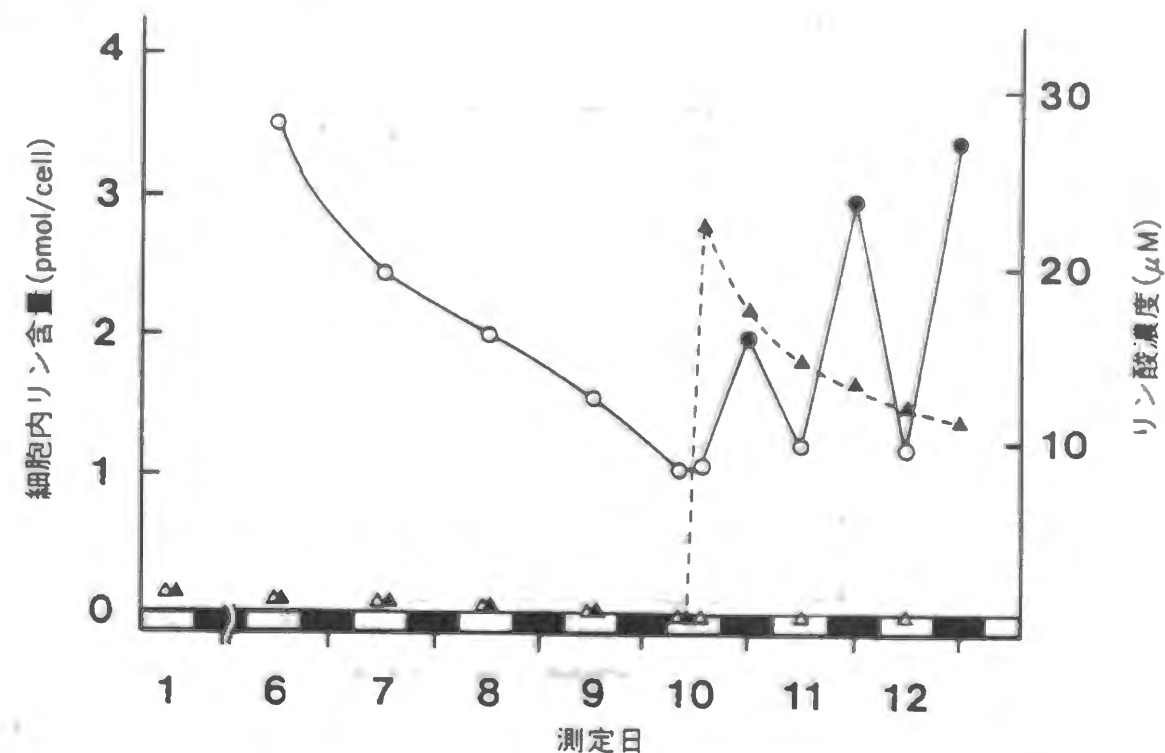


図-2. 2. 3 リン成層実験での細胞内リン含量(○: st. 1で13時に測定、●: st. 5で23時に測定)と培地内リン酸(PO₄-P)濃度(△: st. 1, 2, 3, 4で測定、▲: st. 5で測定)の変化(Watanebe et al. 1991) (図において、培養10日目に底層水を高塩分リン添加培地で置き換えたため底層(▲: st. 5)で測定したリン酸濃度は急上昇し、その後*C. antiqua*による摂取により低下している。培養10日目以降、大多数の*C. antiqua*細胞は同期して昼間は表層に、夜間は底層に集積するため、細胞内リン含量のプロットは*C. antiqua*群集の代表値を表すべく昼間(○: 13時)の測定値については表層で測定された値を、夜間(●: 23時)の測定値については底層で測定された値をプロットしている。10日目以降、夜間リン摂取による細胞内リン含量の上昇、細胞分裂の結果としての細胞内リン含量低下が繰り返されたため、細胞内リン含量の値は日周変化を示している。)

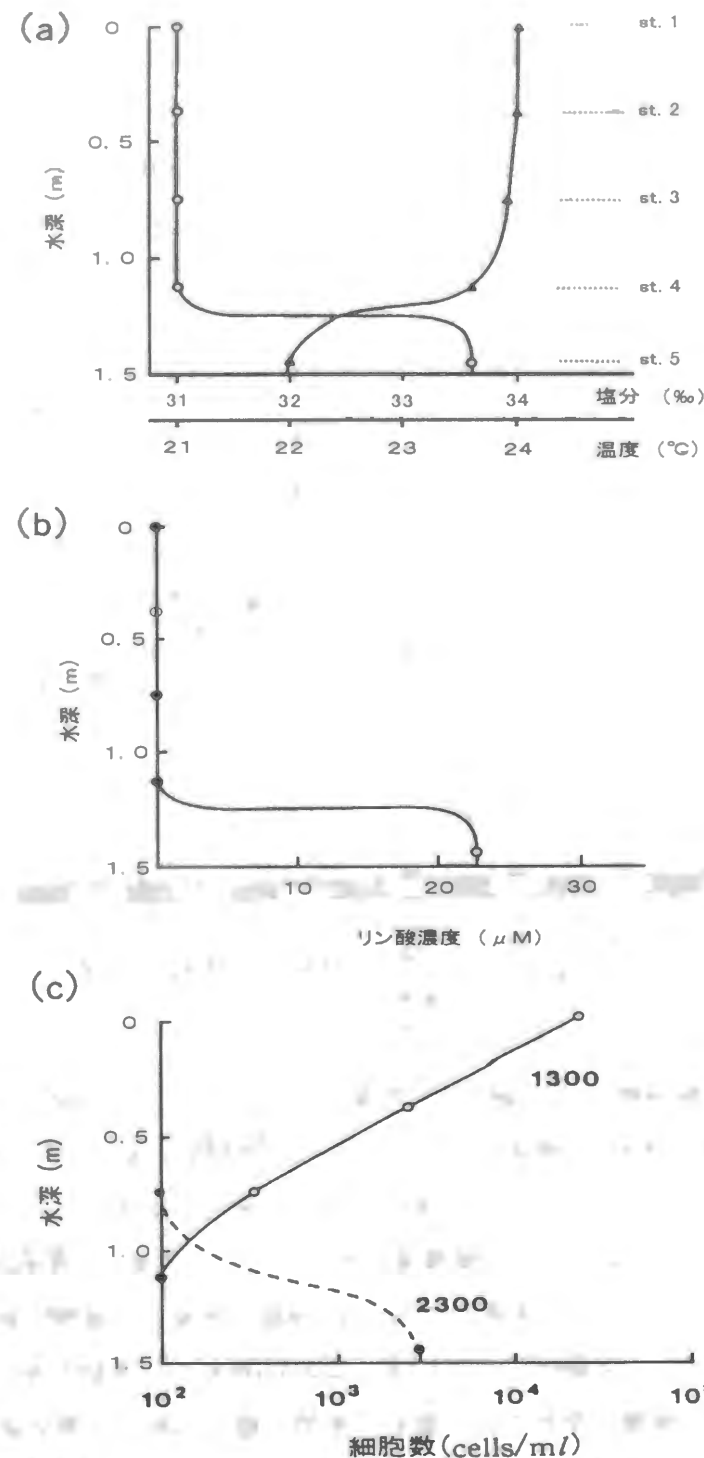


図-2.2.4 (a)リン成層実験での塩分・水温の鉛直分布 (st.1: 水表面、st.5: 底)、(b)リン成層実験の初期に与えられたリン酸 (P₀₄-P) 濃度の鉛直分布、(c)リン成層実験における *Chattonella antiqua* 細胞数の鉛直分布 ○: 培養10日目の13時に測定 (1300で表示)、●: 培養10日目の23時に測定 (2300で表示) (Watanabe et al. 1991)

細胞内炭素、窒素、リン含量は同調した挙動を示すが、C/N比は13時、23時での測定値を見る限り一日中あまり変動しない。これに対してC/P比は13時では120~125、23時では61~68と2倍程度の差が見られる (表-2.2.1)。これは、リン成層の実験ケースでは、窒素は制限因子とはなっていないため、昼間、リンの欠乏する表層においても炭素及び窒素の摂取は可能であったためと考えられる。23時におけるN/P比が13時の1/2程度になることから、リンの摂取は夜間に底層のみで行われていることが示される。

表-2.2.1 リン成層条件下での細胞内炭素・窒素・リン及びC:N比、C:P比、N:P比の変化 (Watanabe et al. 1991)

日付	時刻	場所 ^{a)}	リン ^{b)}	窒素 ^{b)}	炭素 ^{b)}	C:N ^{c)}	C:P ^{c)}	N:P ^{c)}
10	1300	S	1.1	27.0	179	6.6	163	25
10	2300	B	2.0	27.4	183	6.7	92	14
11	1300	S	1.2	22.4	150	6.7	125	19
11	2300	B	3.0	32.7	203	6.2	68	11
12	1300	S	1.2	22.4	144	6.4	120	19
12	2300	B	3.4	33.6	206	6.1	61	10

^{a)} S: 表層、B: 底層 ^{b)} 単位 (pmol/cell) ^{c)} モル比

(2) 窒素制限 (成層)

培養9日目の13時の窒素成層実験開始時には表層でのNO₃-N濃度は13.8 μMであり細胞内窒素含量は32.8 pmol/cell (図-2.2.5、表-2.2.2)と窒素欠乏状態とはなっていない。しかし表層に集積した細胞数は6,500 cells/mlであり、集積後表層での窒素は直ちに *C. antiqua* に摂取された。このため培養10日目の13時には表層での窒素濃度は検出限界以下であり、この時が日周鉛直移動と底層での窒素摂取実験の開始時期と考えることができる。培養11日目の13時には細胞内窒素含量は19.2 pmol/cellであったのが、夜間23時の細胞内窒素含量が23.5 pmol/cellと増加したことから、窒素豊富な下層に移行し窒素を摂取したことが明らかになった (図-2.2.6、7、表-2.2.2)。昼間 (13時の分布) に表層に集積し、夜間 (23時の分布) には底層に集積する日周鉛直移動のパターン (図-2.2.6) と底層での窒素摂取 (図-2.2.7) が実験期間中繰り返された。この窒素成層実験においてはリンは制限因子ではなく、表層において昼間でもリン摂取は可能と思われるが、N/P比は若干ではあるが、むしろ昼間の方が高くなる結果となっており (表-2.2.2)、窒素摂取制限を受けることが *C. antiqua* 細胞のリン摂取をも制限している可能性があることを示唆する結果となっている。

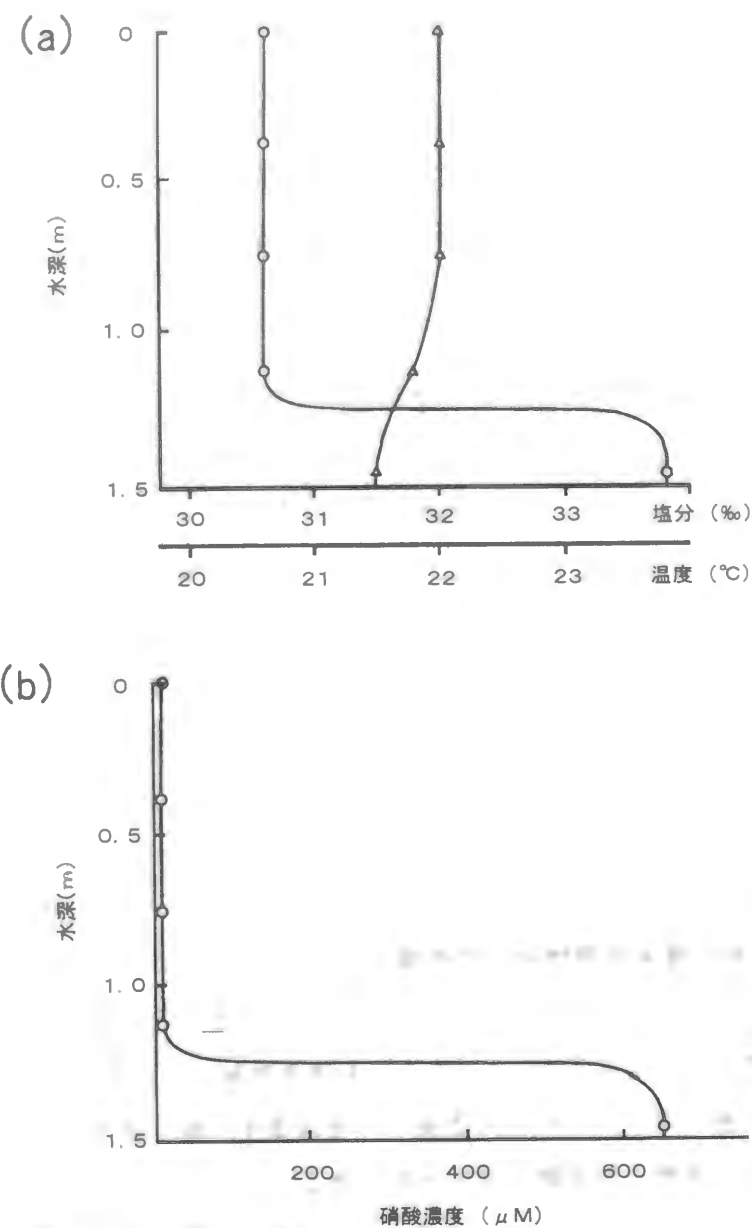


図-2. 2. 5 (a)窒素成層実験での塩分・水温の鉛直分布と (b)窒素成層実験の初期に与えられた硝酸 ($\text{NO}_3\text{-N}$) 濃度の鉛直分布 (Watanabe et al. 1991)

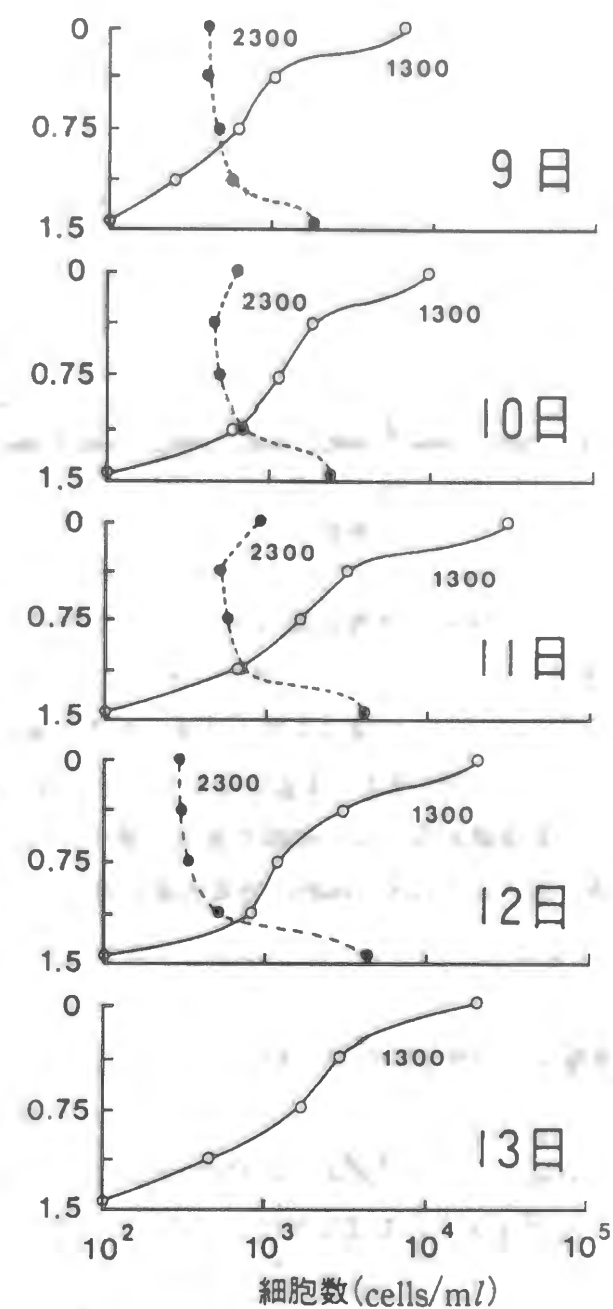


図-2. 2. 6 窒素成層実験での *Chattonella antiqua* 細胞数 (○: 13時(1300で表示), ●: 23時(2300で表示)) の鉛直分布 (Watanabe et al. 1991) (各図の右に培養開始からの経過日数を示している。縦軸は水深 (m) を表しており、日周鉛直移動の結果として、13時(1300で表示)には表層に集積し、23時(2300で表示)には底層に集積する様子が示されている。)

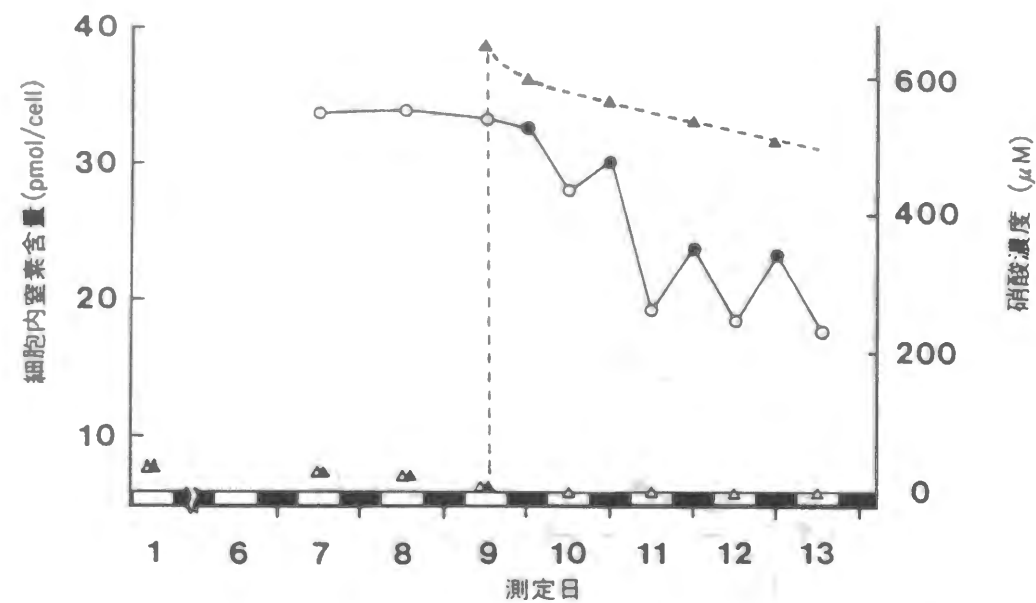


図-2.2.7 窒素成層実験での細胞内窒素含量 (○: st.1で13時測定、●: st.5で23時測定) と培地中硝酸 ($\text{NO}_3\text{-N}$) 濃度 (△: st.1, 2, 3, 4で測定、▲: st.5で測定) の変化

(Watanabe et al. 1991) (図において、培養9日目に底層水を高塩分窒素添加培地で置き換えたため底層 (▲: st.5) で測定した硝酸濃度は急上昇し、その後*C. antiqua*による摂取により低下している。10日目以降、夜間窒素摂取による細胞内窒素含量の上昇、細胞分裂の結果としての細胞内窒素含量低下が繰り返されたため、細胞内窒素含量の値は日周変化を示している。)

表-2.2.2 窒素成層条件下での細胞内炭素・窒素・リン及びC:N比、C:P比、N:P比の変化 (Watanabe et al. 1991)

日付	時刻	場所 ^{a)}	リン ^{b)}	窒素 ^{b)}	炭素 ^{b)}	C:N ^{c)}	C:P ^{c)}	N:P ^{c)}
9	1300	S	2.2	32.8	213	6.5	97	15
9	2300	B	3.0	32.5	207	6.4	69	11
10	1300	S	1.7	27.9	178	6.4	105	16
10	2300	B	2.9	29.9	192	6.4	66	10
11	1300	S	1.6	19.2	128	6.7	80	12
11	2300	B	2.5	23.5	161	6.9	64	9
12	1300	S	1.7	18.3	128	7.0	75	11
12	2300	B	2.6	22.7	158	7.0	61	9
13	1300	S	1.7	17.5	119	6.8	70	10

^{a)} S: 表層、B: 底層 ^{b)} 単位 (pmol/cell) ^{c)} モル比

(3) 窒素・リン制限 (成層)

培養10日目の13時における窒素・リン成層実験の開始時には表層でのリンと窒素濃度はそれぞれ $0.1\mu\text{M}$ と $19.0\mu\text{M}$ であった (図-2.2.8)。さらにこの時の細胞内リン、窒素含量は 1.0pmol/cell 、 24.6pmol/cell であった (図-2.2.10、11、表-2.2.3)。したがって細胞はリン欠乏状態ではあったが、窒素は完全には欠乏状態とはなっていなかった。しかし培養11日目の13時においては表層での窒素濃度はゼロであり (図-2.2.11)、表層の窒素は*C. antiqua*細胞にすべて摂取されてしまった。この時の細胞内リン・窒素含量はそれぞれ 1.0pmol/cell 、 23.9pmol/cell であった (図-2.2.10、11)。しかし同じ日の23時には細胞はリン・窒素豊富な底層に移動し夜間リン・窒素を摂取したことが細胞内リン・窒素含量が 2.0pmol/cell 、 30.0pmol/cell へと増加したことから分かる (図-2.2.9~11、表-2.2.3)。同様のパターンは培養12~14日目にも繰り返された (図-2.2.9~11、表-2.2.3)。培養12日目以降は、表層においてリン、窒素濃度共にゼロになり昼間のリン、窒素摂取は不可能になり、N/P比の日周変化も見られなくなった (表-2.2.3)。

2.2.3 考察

日周鉛直移動を行う渦鞭毛藻にとって夜間の $\text{NO}_3\text{-N}$ 摂取は生態的に強い優位性を与えることが示唆されてきた。自然海域において渦鞭毛藻による夜間の $\text{NO}_3\text{-N}$ 摂取が報告されている。その報告によれば成層した海域では、ブルームを形成している渦鞭毛藻は夜間底層での $\text{NO}_3\text{-N}$ 摂取により個体群を増加させることが可能であることが示唆されている。しかし渦鞭毛藻*Gonyaulax polyedra*の栄養塩摂取率は光に依存するという相反する結果も報告されている。現場海域での非常に厳しい条件での観測では、正確な日周鉛直移動のデータを得ることは困難である。

本実験において、高さ1.5mのマイクロコズム内に窒素・リン成層を形成し、*C. antiqua*の日周鉛直移動に伴う夜間底層での窒素・リン摂取が明らかにされた。本実験で底層での栄養塩濃度はリン $23\mu\text{M}$ 、窒素 $650\mu\text{M}$ と現場赤潮海域で観測されている濃度より40~300倍も高い値となっている。しかし日周鉛直移動実験では表層に蓄積した細胞数は $6,000\sim 24,000\text{cells/ml}$ と高く、赤潮発生時に観測されている細胞数より10~40倍高い。このため底層での栄養塩摂取による栄養塩減少は急激であり、栄養塩濃度を高くしておく必要がある。本実験では大量のサンプルを3時間毎に連続して採水しなければならず、*C. antiqua*細胞数の急激な減少を避けるためには栄養塩レベル及び細胞数レベルを高くし安定して均質なサンプルを長く採取できる様にする必要があった。しかし細胞内炭素・窒素・リン含量はそれぞれ現場海域で見られるような濃度範囲 (リン $1.5\mu\text{M}$ 、窒素 $30\mu\text{M}$) で行ったときの細胞内含量と差異はなく、底層での高栄養塩濃度の影響はないと考えられる。

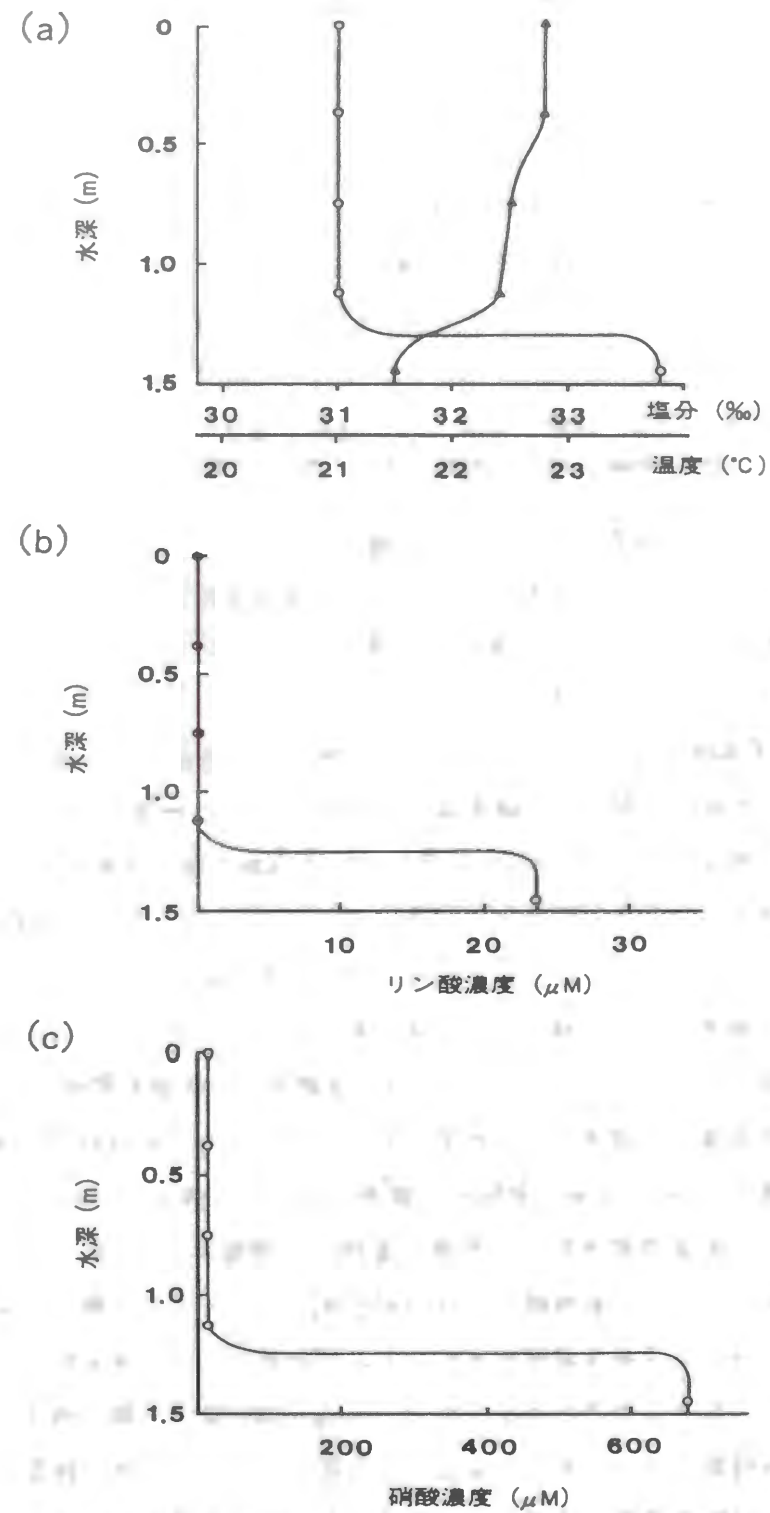


図-2.2.8 (a)窒素・リン成層実験での塩分・水温の鉛直分布、(b)窒素・リン成層実験の初期に与えられたリン酸 ($\text{PO}_4\text{-P}$) の鉛直分布、(c)窒素・リン成層実験の初期に与えられた硝酸 ($\text{NO}_3\text{-N}$) の鉛直分布

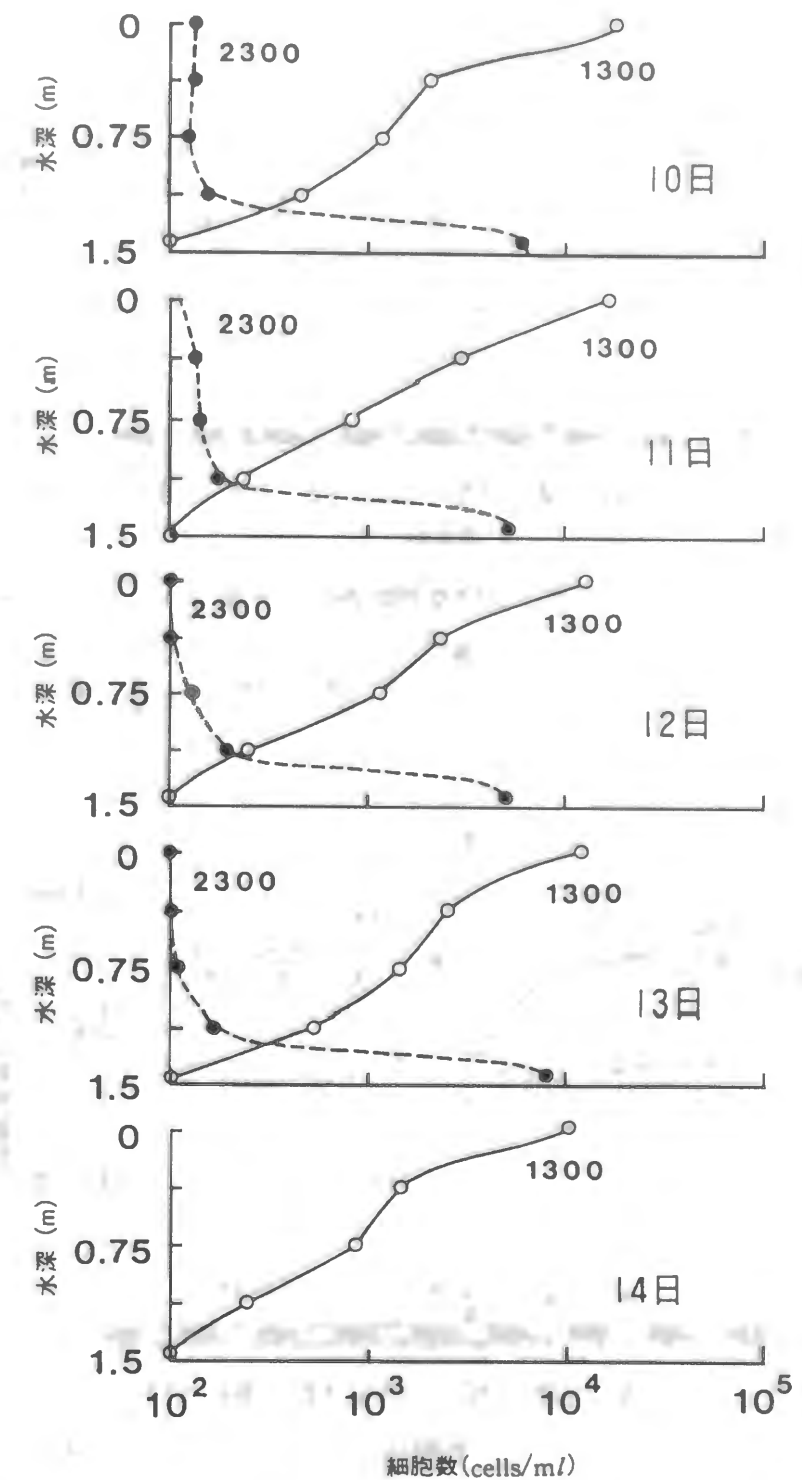


図-2.2.9 窒素・リン成層実験での *Chattonella antiqua* 細胞数 (○: 13時測定、●: 23時測定) の鉛直分布 (Watanabe et al. 1991) (図の見方は図-2.2.6と同様)

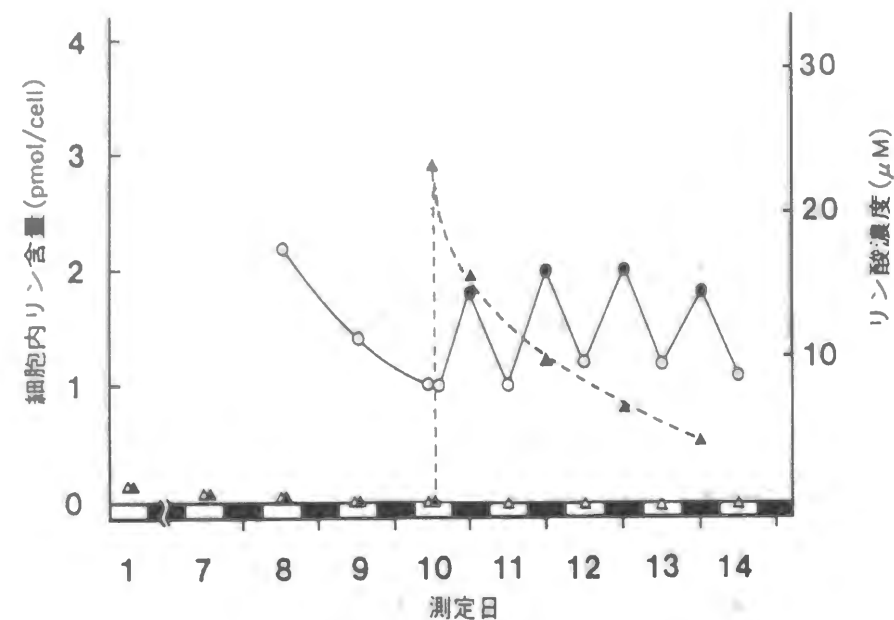


図-2. 2. 10 窒素・リン成層実験における細胞内リン含量 (○: st. 1で13時測定、●: st. 5で23時測定) と培地内のリン酸 ($\text{PO}_4\text{-P}$) 濃度 (△: st. 1, 2, 3, 4で測定、▲: st. 5で測定) の変化 (Watanabe et al. 1991) (図の見方は図-2. 2. 3と同様)

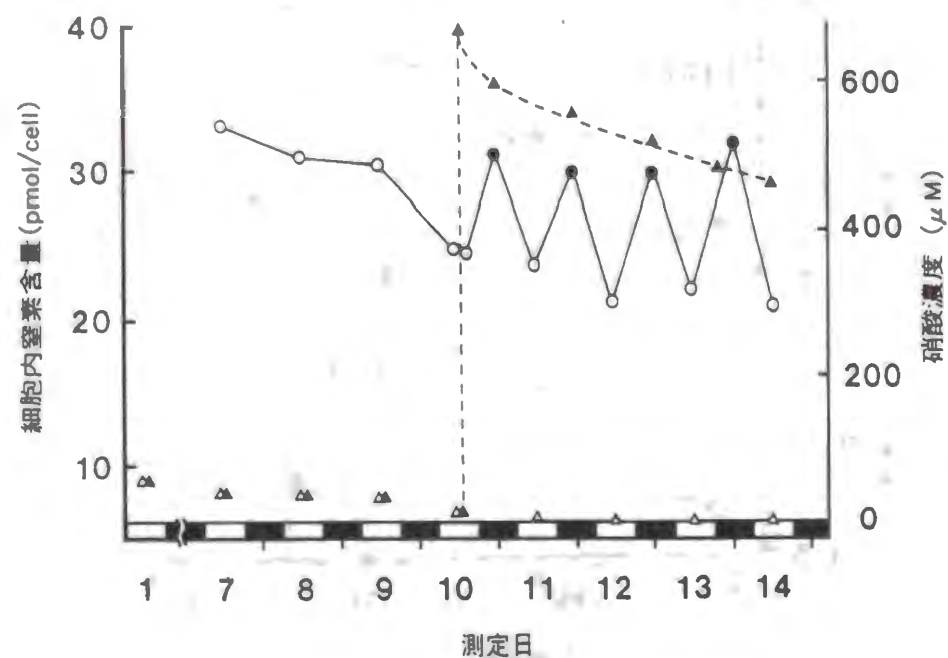


図-2. 2. 11 窒素・リン成層実験における細胞内窒素含量 (○: st. 1で13時測定、●: st. 5で23時測定) と培地内の硝酸 ($\text{NO}_3\text{-P}$) 濃度 (△: st. 1, 2, 3, 4で測定、▲: st. 5で測定) の変化 (Watanabe et al. 1991) (図の見方は図-2. 2. 7と同様)

表-2. 2. 3 窒素・リン成層条件下での細胞内炭素・窒素・リン及びC:N比、C:P比、N:P比の変化 (Watanabe et al. 1991)

日付	時刻	場所 ^{a)}	リン ^{b)}	窒素 ^{b)}	炭素 ^{b)}	C:N ^{c)}	C:P ^{c)}	N:P ^{c)}
10	1300	S	1.0	24.6	153	6.2	153	25
10	2300	B	1.8	31.4	201	6.4	112	17
11	1300	S	1.0	23.9	151	6.3	151	24
11	2300	B	2.0	30.0	189	6.3	95	15
12	1300	S	1.3	21.3	134	6.3	103	16
12	2300	B	1.6	25.3	157	6.2	98	16
13	1300	S	1.2	22.0	137	6.2	114	18
13	2300	B	1.8	31.8	193	6.1	107	18
14	1300	S	1.1	20.9	132	6.3	120	19

^{a)} S: 表層、B: 底層 ^{b)} 単位 (pmol/cell) ^{c)} モル比

リンまたは窒素成層実験の場合、一方のみが制限因子であるように設定して実験を行っている。このため制限因子とはならない栄養塩は表層、底層ともに十分に存在しており、制限因子となる栄養塩のみ表層はゼロ、底層に多量に存在する。しかし日周鉛直移動中 *C. antiqua* の細胞内リン・窒素含量は同調して変化している (表-2. 1. 1~3)。特に、窒素制限の実験ケースでは、表層においてリンが存在するにもかかわらずリン摂取を行わず、窒素が存在する底層でのみリンも摂取していたと考えられる結果を示した。本種はリンのプールであるポリリン酸を形成することができないことが³¹P-NMR計測から判明している。従ってリンのLuxury uptakeを行わず、窒素についても同様と考えられる。従ってリン・窒素ともに必要な量だけを摂取していると考えられる。

本実験において安定した栄養塩成層条件下では *C. antiqua* は夜間底層で栄養塩摂取を行い、昼間表層で光合成を行うことにより増殖し続けることが判明した。このことは *C. antiqua* 赤潮の発生機構解明にとって重要な鍵となる。

2. 3 *Chattonella antiqua* 増殖及び集積過程のモデル化

生態系を維持するためのエネルギーは光の形で供給され、植物の光合成によって化学的エネルギーに変換される。このため生態系は光合成による有機物に依存していると言える。自立的な生態系においては機能的に類似の生物が階層構造 (trophic レベル) を形成しており、エネルギー及び栄養塩が生態系の trophic レベルを通して循環される (Wetzel, 1983)。海洋生態系における植物性プランクトンは光合成を行う一次生産者であり、第一次の trophic レベルを代表している。一次生産者は一次の消費者により捕食され、さらに、二次、三次と高次のレベルに消

費される。それぞれの段階でエネルギーの損失が起きるため、一般に6以上のtrophicレベルは滅多に維持できないとされている(Wetzel, 1983)。内湾生態系のモデル化を考慮するに当たっては、上に述べたtrophicレベル間のエネルギー及び栄養塩等の物質のフロー、また、そのフローに基づく各レベルの生物量を算出するモデルを開発しこれらに関連づける必要がある。

海洋における生態系モデルとしては外洋から沿岸まで多くのものが報告されている(Steele, 1958; O'Brien & Wroblewski, 1972; Walsh & Dugdale, 1971; Walsh, 1975)。さらに著書として多くのモデルがまとめられている(Patten, 1975; Hall & Day, 1977; Cronin, 1975; Nihoul, 1975; Kremer & Nixon, 1978)。これらモデルは各trophicレベル間の関係を定量化させたものである。

内湾生態系の各trophicレベル間の関係を定量化するための知見は各種実験や観測から得るものであるが、2章において検討する鉛直一次元の赤潮モデルにおいては赤潮原因藻類である*Chattonella antiqua*の増殖ポテンシャルを検討するのがモデルの主な目的であるため、trophicレベル間の関係としては、エネルギー及び無機栄養塩により規定される*C. antiqua*の増殖と、その捕食者である動物性プランクトンによる捕食圧のみを考慮し、動物性プランクトンより高次の生態系の影響については考慮しない。

本節では、室内培養実験及び2.2節において記述したマイクロコズムを用いた実験から得られた結果を基に*C. antiqua*が成層した内湾の環境において増殖・集積する過程を再現することを目的とする*C. antiqua*の生態モデルを作成する。本節で行う*C. antiqua*の生態のモデル化は、栄養塩濃度、日射量、水温といったパラメータや動物性プランクトンによる捕食が*C. antiqua*の増殖に与える影響を定量的に評価するために行うためのものであり、このモデルは*C. antiqua*の増殖モデルを鉛直方向一次元の物質拡散モデルに組み込んだものである(Amano et al., 1997)。以下に、モデルの構成要素について述べる。

2.3.1 *C. antiqua*の増殖モデル

数値シミュレーションモデルに植物性プランクトンの生態モデルを組み込むためには、プランクトンの増殖を数学的に表す必要がある。このためにはプランクトンの生物量(細胞数、炭素量、クロロフィルa等で定量化される)の単位時間における増加率の元々存在していた生物量に対する比を比増殖速度(μ)と定義し次式で表わすことで、プランクトンの生物量変化が定式化できる。

$$\frac{dX}{dt} = \mu X \quad (2.3.1)$$

ここで、 X : 生物量、 t : 時間、 μ : 比増殖速度

この式は、 μ が定数であれば解析的に解くことが出来、初期条件での生物量を X_0 とすれば、時間 t の関数として、

$$X = X_0 \exp(\mu t) \quad (2.3.2)$$

と表すことが出来る。

しかし、(2.3.1)式で表された比増殖速度は定数とはなり得ない。なぜならばプランクトンの増殖は、そのプランクトン群が置かれた環境(光、水温、周囲水の栄養塩濃度等)やプランクトン群の活性度(細胞内栄養塩含量、細胞分裂後経過時間等)によって影響を受け刻々と変化するためである。このため、植物性プランクトンの増殖モデルを作成するということはそのプランクトンが経験している環境要因やその活性状態から比増殖速度を算定する手法を作成することに他ならない。*C. antiqua*の増殖モデルも例外ではなく、環境要因と細胞の活性度の関数として表されるが、2.2節で述べたように*C. antiqua*は日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取というユニークな特徴を持つため、これらの特徴も適切に表現する必要がある。

*C. antiqua*ブルームに焦点をそばってモデル化したものは過去に岸ら(1985)の研究がある。岸ら(1985)は、特に鉛直一次元モデルを用い栄養塩としてP04-P, N03-N, 無機鉄、藻類として*Skeletonema costatum*, *C. antiqua*, 動物プランクトンとして*Paracalanus parvus*を考慮した。彼らは、*C. antiqua*は日周鉛直移動を行っても3日目には消滅してしまうという計算結果を得ている。しかし、*C. antiqua*自身のモデル化に関しては従来得られている培養実験結果とは異なったモデル化を行っている。このため、*C. antiqua*による赤潮発生を解析するには問題が残っていた。また、上述した海洋における生態系モデルについても、これらは必ずしも特定藻類種の場の独占、ブルーム現象を問題としたものではなく、各trophicレベル間の関係を定量化したものである。このため、例えば藻類の増殖を周囲の環境要因(光、水温、栄養塩濃度、pH等)の関数としてモデル化する際、ほとんどのモデルにおいて比増殖速度と栄養塩濃度との関係はMonod(1949)型の定式化が行われている(式2.3.3)。

$$\mu = \mu_m \frac{S}{K_s + S} \quad (2.3.3)$$

ここに

μ : 比増殖速度(時間 $^{-1}$)

μ_m : 最大比増殖速度(時間 $^{-1}$)

S : 制限因子となる栄養塩濃度(単位体積当たり量)

K_s : 半飽和定数(単位体積当たり量)

Monod(1949)型のモデルは、解析対象の栄養塩レベルに基づく一時生産量の平均的な解析に

は適しているが、これに対して、*C. antiqua*ブルーム（赤潮）の発生現場は夏期に顕著な塩分、水温、栄養塩の成層が発達し、表層では栄養塩が欠乏状態となり、底層では栄養塩が豊富な状態となっている。この様な成層構造の顕著な場を日周鉛直移動する場合、藻類が経験するであろう栄養塩濃度は時間と共に急激に変化し、増殖過程と栄養塩摂取過程は連結しない（uncoupled）（Mickelson et al., 1979）。この場合、増殖速度を周囲の栄養塩濃度の関数として表現することはできず、このためMonod型の関数を適用するのは現実的でなく、細胞内栄養塩含量の関数として増殖速度が記述されるいわゆるDroop型のquota modelを用いる必要がある（Droop, 1973）。

Droop型の関数を採用した場合、植物性プランクトンの比増殖速度は制限要因となっている環境因子〔水温（T）、照度（I）、塩分（S）、pH〕及び栄養塩iの細胞内含量（ Q^i ）の関数として表現される。しかし*C. antiqua*赤潮が生起する夏の瀬戸内海的环境下では*C. antiqua*の増殖は塩分、pHには依存しないこと、さらに*C. antiqua*の増殖は細胞分裂直前の細胞内窒素・リン含量（ Q^N 、 Q^P ）に支配されることが判明している（Nakamura, 1985）。したがって、*C. antiqua*の比増殖速度は次式により定式化される。

$$\mu = f(T, I, Q^N, Q^P) \quad (2.3.4)$$

（Droop型モデル）

窒素制限系又はリン制限系を用いた室内実験によれば、増殖速度と分裂直前の細胞内窒素・リン含量の関係はDroop(1966)の式で表現されることが判明している（Nakamura, 1985）。すなわち窒素制限系では

$$\mu_N = \mu_N^* (1 - q_0^N / Q^N) \quad (2.3.5)$$

リン制限系では

$$\mu_P = \mu_P^* (1 - q_0^P / Q^P) \quad (2.3.6)$$

ここに

μ_N ：窒素制限下における比増殖速度

μ_P ：リン制限下における比増殖速度

q_0^N ：窒素の最小細胞内含量

q_0^P ：リンの最小細胞内含量

μ_N^* ： Q^N を無限大に補外したときの増殖速度

μ_P^* ： Q^P を無限大に補外したときの増殖速度

さらに、これら*C. antiqua*の増殖パラメータはNakamura(1985)により実験的に求められている。これら*C. antiqua*の増殖パラメータの実験的に求められた推定値を表-2.3.1にを示す。

表-2.3.1 *C. antiqua*の増殖パラメータ (Nakamura 1985)

窒素制限	q_0^N (pmol/cell)	7.7
	μ_N^* (1/d)	0.74
リン制限	q_0^P (pmol/cell)	0.6
	μ_P^* (1/d)	0.86

培養条件：水温 = 25℃，照度 = 0.04 ly/min, 12:12 LD

培養実験では窒素制限系、リン制限系のそれぞれについて*C. antiqua*の増殖速度 μ_N 、 μ_P が求められたが自然環境においては、窒素・リン比は絶えず変化するため、常にどちらかの因子が増殖を制限する訳ではない。このため、窒素・リン比の変化に応じて窒素・リンのどちらかが増殖を制限する場合についての増殖速度は求められていない。この様な状況における増殖速度をRhee(1978)は次式(2.3.8)で示されることを示唆しており、また、Droopの式は制限因子でない栄養塩に関しては成り立たないことが示されているので(Elrifi and Turpin, 1985)、ここではRheeの仮定を用いた。すなわち

$$f_3 = \min [\mu_N, \mu_P] \quad (2.3.7)$$

（温度関数）

従来より藻類の増殖における温度関数としては、Chen & Orlob (1975)、Lassiter & Kearns (1974)、Lehmanら(1975)、Jorgensen(1976)、Lamanna & Malette(1965)、Parkら(1979)、等の研究がある。ここではLamanna & Malette(1965)が用いた温度関数によって培養実験結果を近似する。

$$f_1(T) = \left(\frac{T - T^*}{T_{opt} - T^*} \right)^n \exp \left[1 - \left(\frac{T - T^*}{T_{opt} - T^*} \right)^n \right] \quad T^* \leq T \leq T_{opt}$$

$$f_1(T) = 1 - \left(\frac{T - T_{opt}}{T_{max} - T_{opt}} \right)^m \quad T_{opt} \leq T \leq T_{max} \quad (2.3.8)$$

ここで

T^* = 増殖率に対する水温閾値

T_{opt} = 最大増殖率を与える水温

T_{max} = 増殖可能な最大水温

n, m = 藻類に固有の定数

図-2.3.1に $T^* = 10^\circ\text{C}$ 、 $T_{opt} = 25^\circ\text{C}$ 、 $T_{max} = 31^\circ\text{C}$ 、 $n = 5.0$ 、 $m = 2.2$ の場合

合の $f_1(T)$ と培養実験結果(Nakamura & Watanabe, 1983)との比較を示す。n、mの二つのパラメータによってよく実験結果を表現しうることがわかる。

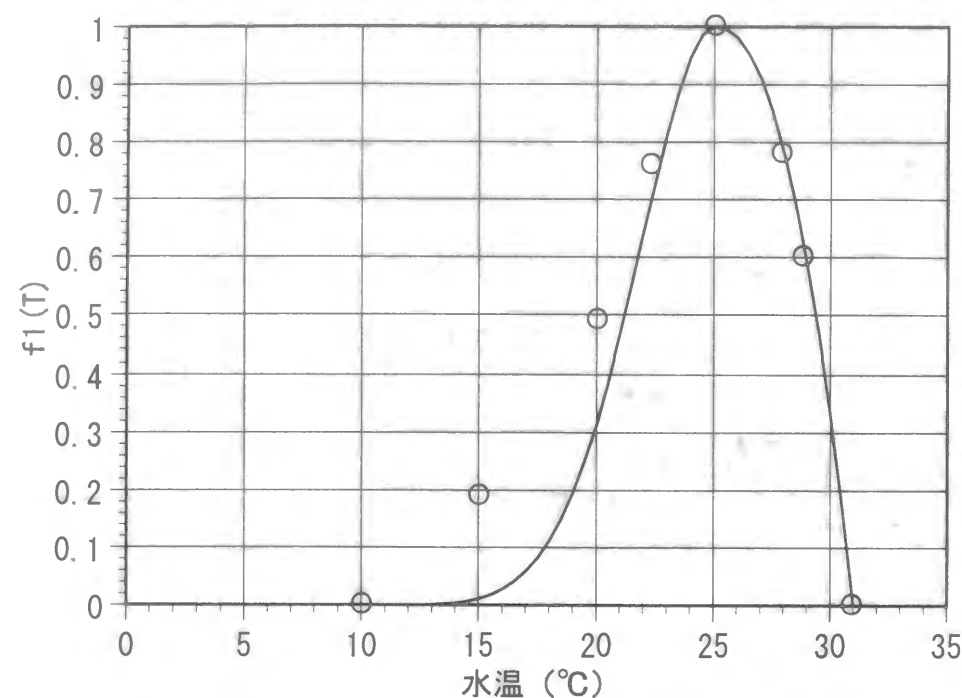


図-2. 3. 1 *C. antiqua*の増殖速度と水温の関係

(照度モデル)

藻類の増殖と照度に関する研究は従来多くなされている。照度のモデルについては、Bannister(1979)、Webbら(1974)、Jassby & Platt(1976)、Vollenweider(1965)、Plattら(1980)、Parker(1973)、Jørgensen(1976)、Talling(1957)、Takahashiら(1973)その他によって、種々の関数型が提示されている。ここでは培養実験より得られた増殖速度の照度依存性を最も良く説明しうるモデルとしてBannister(1979)のモデルを修正して用いている。

すなわち

$$f_2(I) = \frac{i/i_k}{[1 + (i/i_k)^m]} \quad (2.3.9)$$

ここで $i = I - I_*$

$i_k = I_k - I_*$

I_* = 増殖率に対する照度の閾値

I_k = 最初に最大増殖速度 μ_{max} に達する照度

m = 藻類種に固有の定数

図-2. 3. 2に $I_k=0.04$ ly/min, $I_*=0.011$ ly/min, $m=10$ の場合の $f_2(I)$ と培養実験結果との比較を示す。

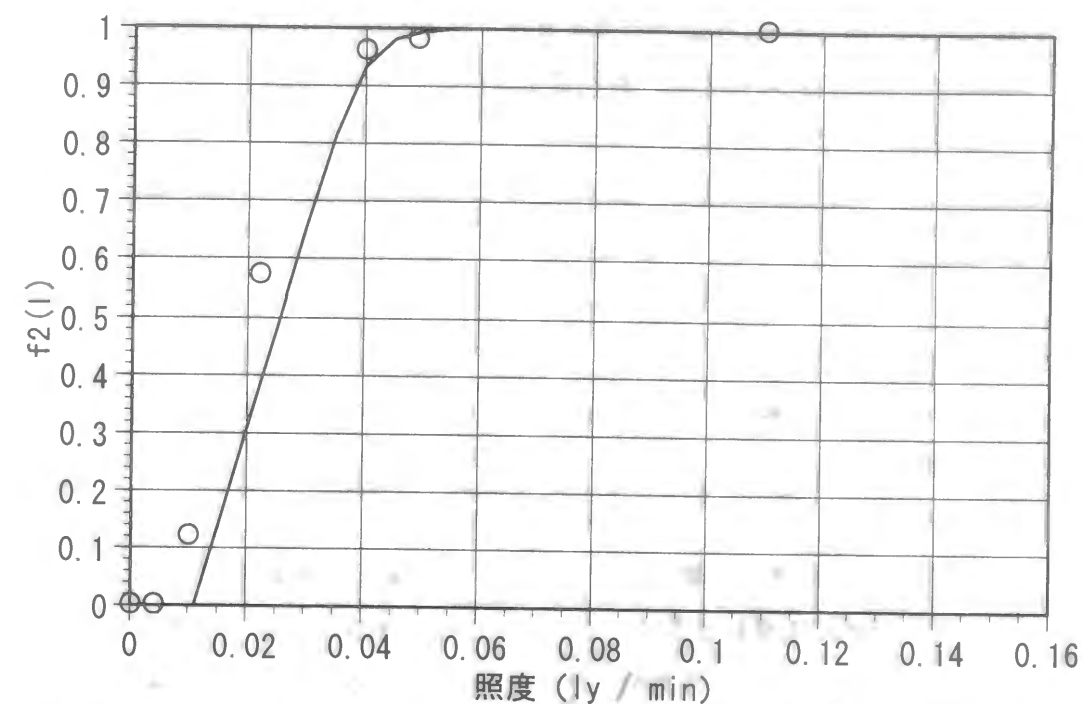


図-2. 3. 2 *C. antiqua*の増殖速度と照度の関係

従って、*C. antiqua*の増殖速度は(2.3.4), (2.3.7), (2.3.8), (2.3.9)式により記述され、水温、照度、細胞内栄養塩含量の関数としてモデル化できる。さらに、*C. antiqua*に関する培養実験から*C. antiqua*の細胞分裂は2:00~8:00の間に集中的に起こることが判明している(Watanabe et al., 1983)ので、簡単のために細胞分裂が4:00に同調して起こると仮定すると、*C. antiqua*細胞濃度の変化は、次のような日周変動を示すことになる。

$$\begin{aligned} 0:00 \leq t < 4:00 & \quad N = N_0 \\ t = 4:00 & \quad N = N_1 = N_0 \exp(\mu) \quad (2.3.10) \\ 4:00 < t \leq 24:00 & \quad N = N_1 \end{aligned}$$

ここで、 μ = 平均的な比増殖速度

N_0 = 細胞分裂前の細胞濃度

N_1 = 細胞分裂後の細胞濃度

2. 3. 2 *C. antiqua*の窒素・リン摂取過程

*C. antiqua*はアルカリフォスファターゼ活性を持たない(中村, 1985)ことから、細胞内リン含量はリン酸塩の摂取のみに依存すること。また、リン酸塩の摂取速度(V_{PO_4})は、細胞の生理的状态(cell quota)によらずMichaelis-Menten式に従うことが判明している(Nakamura & Watanabe, 1983c; Nakamura, 1985b)ため、リン摂取速度は次式で表すことが出来る。

(リン摂取)

$$V_p = V_{PO_4} = V_{\max}^{PO_4} \frac{S_{PO_4}}{K_S^{PO_4} + S_{PO_4}} \quad (2.3.11)$$

ここで、 $V_{\max}^{PO_4}$: リン酸塩の最大摂取速度

$K_S^{PO_4}$: リン酸塩の半飽和定数

S_{PO_4} : リン酸塩濃度

窒素摂取については、摂取しうる窒素の形態としてアンモニウム塩と硝酸塩が挙げられる。

*C. antiqua*のアンモニウム塩及び硝酸塩摂取速度は、それぞれの塩が単独で存在する場合

Michaelis-Menten式により記述されることが実験的に示されている(Nakamura & Watanabe, 1983c; Nakamura, 1985a)。また、硝酸塩、アンモニウム塩が共存する場合、アンモニウム塩摂取速度は硝酸塩によって影響を受けないが、硝酸塩摂取はアンモニウム塩によって阻害を受け、また、 V_{NO_3} 、 V_{NH_4} のcell quota依存性は小さいことが実験的に明らかにされている(Nakamura, 1985a, b)。そこで、以上の培養実験結果をもとに次式が*C. antiqua*の窒素摂取速度(V_N)として得られている(Nakamura, 1985a)。

(窒素摂取)

$$V_N = V_{NH_4} + V_{NO_3} \\ = V_{\max}^{NH_4} \frac{S_{NH_4}}{K_S^{NH_4} + S_{NH_4}} + \frac{1}{1 + \frac{S_{NH_4}}{K_I}} V_{\max}^{NO_3} \frac{S_{NO_3}}{K_S^{NO_3} + S_{NO_3}} \quad (2.3.12)$$

ここで、 $V_{\max}^{NH_4}$: NH_4 の最大摂取速度

$V_{\max}^{NO_3}$: NO_3 の最大摂取速度

$K_S^{NH_4}$: NH_4 の半飽和定数

$K_S^{NO_3}$: NO_3 の半飽和定数

K_I : 阻害定数

S_{NH_4} : アンモニウム塩濃度

S_{NO_3} : 硝酸塩濃度

表-2. 3. 2 *C. antiqua*の栄養塩摂取パラメータ(Nakamura 1985a, b)

NO_3	$K_S^{NO_3}$ (μM)	2.81
	$V_{\max}^{NO_3}$ (pmol/cell/h)	0.91
	K_I (μM)	2.0
NH_4	$K_S^{NH_4}$ (μM)	2.19
	$V_{\max}^{NH_4}$ (pmol/cell/h)	2.02
PO_4	$K_S^{PO_4}$ (μM)	1.9
	$V_{\max}^{PO_4}$ (pmol/cell/h)	0.14

表-2. 3. 2にNakamura(1985a, b)によって実験的に得られた*C. antiqua*の栄養塩摂取パラメータを示す。

以上述べたように*C. antiqua*の増殖モデルを水温、照度及びDroop型の細胞内窒素・リン含量の関数として定式化した。さらに、細胞内栄養塩含量については周囲水の栄養塩濃度の関数としてMichaelis-Menten型のモデルにより算出した栄養塩摂取速度を用いて変化を計算するようにした。既に述べたように栄養塩が増殖に与える影響については、Monod型のモデルのように周囲水の栄養塩濃度の関数として増殖率を直接算出するのではなく、Michaelis-Menten型のモデルによる栄養塩摂取とこれに基づき計算される細胞内栄養塩含量の関数としてDroop型の増殖モデルを組み合わせることで、周囲水の栄養塩濃度の急激な変化に対応しうるモデルとなった。

本章で述べたMonod型とDroop型の増殖モデルはプランクトンの栄養塩制限下での増殖モデルとして使用頻度の高い基本的なモデルといえるが、定常状態を仮定するとこの2つのモデルは同一の式となり互いに矛盾するものではない(Morel, 1987)ことを考慮しても、周囲水の栄養塩濃度の急激な変化に対応しうるモデルとしてDroop型の増殖モデルの*C. antiqua*の増殖モデルとしての優位性は確定的と言える。

2. 3. 3 *C. antiqua*の生態系モデル

前節までにおいては、室内培養実験結果より得られた*C. antiqua*増殖に係わる生物量及び栄養塩濃度変化を規定するモデルを作成してきたが、現実の環境下において*C. antiqua*の細胞濃度は本種固有の増殖・死滅特性のみならず、捕食や流れによる移送、混合、拡散により大きく変動する。一方、本種は日周鉛直移動を行い、また海域の栄養塩成層等の鉛直構造は*C. antiqua*の栄養塩摂取を通じて細胞濃度変動に大きく影響している。このため、赤潮発生に至る過程をモデ

ル化するにはまず鉛直一次元的な視点で*C. antiqua*の挙動を解析する必要がある。本節においては、水平的な*C. antiqua*分布やパッチについては平均化した現象として把握することで対応することとし、鉛直一次元の物質収支モデルとして*C. antiqua*の生態系モデルを作成する。

(1) 基礎方程式

図-2.3.3にモデルの概念図を示す。対象海域としては湾、入り江等地形的に囲まれた領域をコントロールボリュームとする。流入・流出は短い時間スケールの潮流よりはむしろ長期的スケールの恒流によるコントロールボリュームへの流入・流出を考えている。これより平均的な湾内での海水の滞留時間を見積もることができる。流入・流出の鉛直分布は考慮されている。地形により囲まれていない海域においても概念的にコントロールボリュームをとることができる。

水平方向の分布は一樣と考える鉛直一次元の物質収支モデルに*C. antiqua*の増殖・栄養塩摂取を組み合わせた生態系モデルを作成するため、物質収支式は一般的な一次元の移流・拡散方程式を改良した形となる。以下に、独立変数として考慮した各パラメータの収支式を記述する。各式の構造は相似であり、それぞれの単位時間当たりの変化率(左辺)は、鉛直方向の移流(右辺第1項)、鉛直方向の分散(右辺第2項)、*C. antiqua*の増殖・栄養塩摂取による変化(右辺第3項)、任意の地点での水平方向の流入(右辺第4項)、及び任意の地点での水平方向の流出(右辺第5項)の総和として表される。

今回作成したモデルにおいては、独立変数として PO_4^{3-} -P(C_1)、*C. antiqua*細胞濃度(C_2)、*C. antiqua*細胞内に含まれるリン量(C_3)、 NO_3^- -N(C_4)、 NH_4^+ -N(C_5)、*C. antiqua*細胞内に含まれる窒素量(C_6)を取り、それぞれの保存式を以下のように求めた(図-2.3.3)。*C. antiqua*細胞内リン含量(P-cell quota)は C_3/C_2 で、*C. antiqua*細胞内窒素含量(N-cell quota)は C_6/C_2 で計算される。

$$\frac{\partial C_1}{\partial t} = -\frac{1}{A} \left[\frac{\partial}{\partial z} (Q_v \cdot C_1) + \frac{\partial}{\partial z} \left(A \cdot E \cdot \frac{\partial C_1}{\partial z} \right) \right] - C_2 \cdot V_{\max}^P \frac{C_1}{K_s^P + C_1} + \frac{U_1 C_1^0}{A} - \frac{U_1 C_1}{A} \quad (2.3.13)$$

$$\frac{\partial C_2}{\partial t} = -\frac{1}{A} \left[\frac{\partial}{\partial z} \{ (Q_v + V_M \cdot A) C_2 \} + \frac{\partial}{\partial z} \left(A \cdot E \cdot \frac{\partial C_2}{\partial z} \right) \right] + \mu \cdot C_2 + \frac{U_1 C_1^0}{A} - \frac{U_1 C_1}{A} \quad (2.3.14)$$

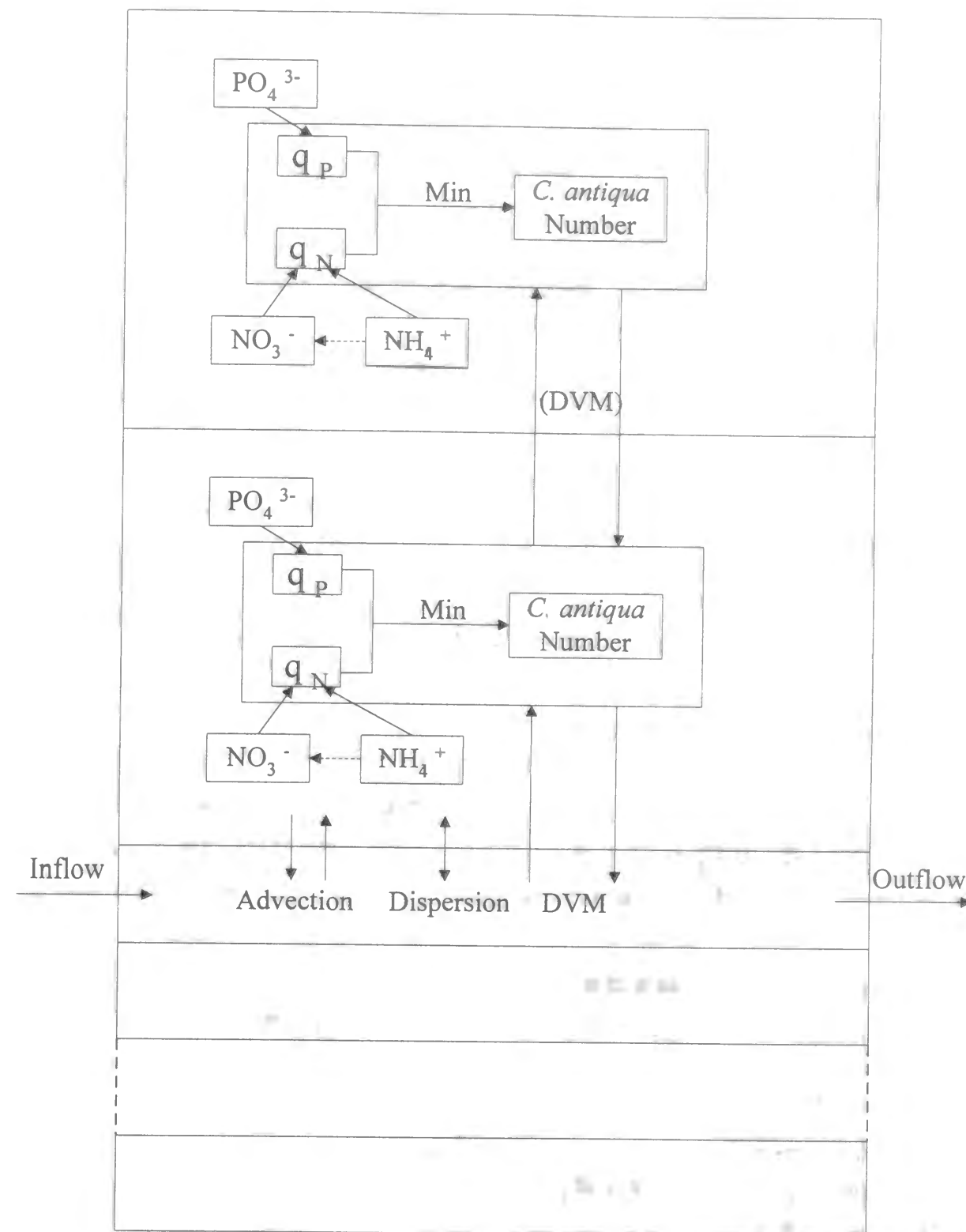


図-2.3.3 モデルの概念図 (コントロールボリューム)

$$\frac{\partial C_3}{\partial t} = -\frac{1}{A} \left[\frac{\partial}{\partial z} \{ (Q_v + V_M \cdot A) C_3 \} + \frac{\partial}{\partial z} \left(A \cdot E \cdot \frac{\partial C_3}{\partial z} \right) \right] + C_2 \cdot V_{\max}^P \frac{C_3}{K_S^P + C_3} + \frac{U_i C_3^0}{A} - \frac{U_o C_3}{A} \quad (2.3.15)$$

$$\frac{\partial C_4}{\partial t} = -\frac{1}{A} \left[\frac{\partial}{\partial z} (Q_v \cdot C_4) + \frac{\partial}{\partial z} \left(A \cdot E \cdot \frac{\partial C_4}{\partial z} \right) \right] - C_2 \cdot V_{\max}^{NO_3} \frac{C_4}{K_S^{NO_3} + C_4} \cdot \frac{1}{1 + \frac{C_2}{K_I}} + \frac{U_i C_4^0}{A} - \frac{U_o C_4}{A} \quad (2.3.16)$$

$$\frac{\partial C_5}{\partial t} = -\frac{1}{A} \left[\frac{\partial}{\partial z} (Q_v \cdot C_5) + \frac{\partial}{\partial z} \left(A \cdot E \cdot \frac{\partial C_5}{\partial z} \right) \right] - C_2 \cdot V_{\max}^{NH_4} \frac{C_5}{K_S^{NH_4} + C_5} + \frac{U_i C_5^0}{A} - \frac{U_o C_5}{A} \quad (2.3.17)$$

$$\frac{\partial C_6}{\partial t} = -\frac{1}{A} \left[\frac{\partial}{\partial z} \{ (Q_v + V_M \cdot A) C_6 \} + \frac{\partial}{\partial z} \left(A \cdot E \cdot \frac{\partial C_6}{\partial z} \right) \right] + C_2 \left[V_{\max}^{NH_4} \frac{C_5}{K_S^{NH_4} + C_5} + V_{\max}^{NO_3} \frac{C_4}{K_S^{NO_3} + C_4} \cdot \frac{1}{1 + \frac{C_2}{K_I}} \right] + \frac{U_i C_6^0}{A} - \frac{U_o C_6}{A} \quad (2.3.18)$$

ここで

$$Q_v = \text{vertical flowrate (鉛直流量)} \\ = \int_0^z [U_i(z, t) - U_o(z, t)] dz$$

U_i = 水平流入流速

U_o = 水平流出流速

A_j = control volumeの水平断面積

D_z = element厚さ

C_i^0 = コンポーネントiの流入濃度

E = 鉛直渦拡散係数

V_M = 日周鉛直移動速度

= +0.8 m/h (上向き) (昼間)

= -0.8 m/h (下向き) (夜間)

$$\mu = \min[\mu_N, \mu_P] \cdot f_1(T) \cdot f_2(I) \quad \text{at } t = 4:00$$

$$= 0 \quad \text{at } t \neq 4:00$$

水中での照度 I は浮遊粒子や藻類等の影響により深度と共に減衰する。ここでは次式を仮定する。

$$I(z) = I_0 \exp(-kz) \quad (2.3.19)$$

ここに、

I_0 = 深度 0 m での照度

$$k = k_0 + \alpha \times 4.7 \times 10^{-7} \times N(z)$$

$$\alpha = 5.0$$

$N(z)$ = *Chattonella* 細胞濃度

k_0 = 海水による減衰係数

z = 深度 (m)

(2) 日周鉛直移動平均の照度・温度

*C. antiqua*の日周鉛直移動速度は後述のメソコズム実験より0.8m/h程度と考えられているが、現場海域で顕著な成層が存在する場合、*C. antiqua*細胞が経験する照度及び水温は鉛直方向に急激に変化する。温度、照度関数として得られている(2.3.8), (2.3.9)式は一定水温・照度に対して得られたものである。この関数を日周鉛直移動している*C. antiqua*に適用する場合、時刻により細胞が存在する鉛直位置が変化し、このためどの照度・水温に対して(2.3.8), (2.3.9)式が適用されるべきかが問題となる。現在までのところ水温・照度変動する場合の*C. antiqua*の増殖特性については実験も行われておらず未知である。このため、本モデルにおいては日周鉛直移動した区間の水温・照度の細胞濃度で重み付けした平均値が*C. antiqua*の増殖を規定すると仮定した((2.3.20), (2.3.21)式)。そして、この細胞濃度で重み付けして移動平均された I , T を(2.3.8), (2.3.9)式に適用した。この仮定は今後培養実験により検証されるべきであるが、照度に関してこの仮定を支持する実験結果が得られており、妥当と考えられる。(木幡・渡辺, 1987)。

$$I = \frac{\int_{t_i}^{t_{i+m}} \int_{J_i}^{J_{i+m}} I(J) \cdot N(J) dz dt}{\int_{t_i}^{t_{i+m}} \int_{J_i}^{J_{i+m}} N(J) dz dt} \quad (2.3.20)$$

$$T = \frac{\int_{t_i}^{t_{i+m}} \int_{J_i}^{J_{i+m}} T(J) \cdot N(J) dz dt}{\int_{t_i}^{t_{i+m}} \int_{J_i}^{J_{i+m}} N(J) dz dt} \quad (2.3.21)$$

ただし、 m =日周鉛直移動距離、 t_i 、 t_{i+m} =移動開始・終了時刻

2. 4 *Chattonella antiqua*増殖モデルの検証

2. 4. 1 検証計算方法

2. 3節で作成した*Chattonella antiqua*生態モデルの妥当性を確認するため、2. 2節に述べたマイクロコズムを用いて行った*C. antiqua*ブルーム形成実験結果(リン制限、窒素制限、リン・窒素制限の3ケース)に適用し比較を行い、検証を行った。2. 2節で述べたように、それぞれの実験ケースにおいては、曝気により槽内を混合しながら*C. antiqua*を増殖させ、その後曝気を止め、制限となる栄養塩が底層を除き欠乏するような栄養塩成層を賦課して、*C. antiqua*の増殖・集積現象を槽内の栄養塩濃度変化と共に測定した。この実験手順を再現する形で検証計算を行った。使用したコントロールボリュームは、マイクロコズムの諸元に合わせて設定し、鉛直方向に $\Delta Z=10\text{cm}$ で分割した。モデル中の各種パラメータのうち*C. antiqua*の日周鉛直移動速度は、次章で述べるメゾコズム実験より得られた値(0.8m/h)を用いた。なお、日周鉛直移動に関する検証は、次章でメゾコズム実験結果を用いて行う。

2. 4. 2 検証計算結果

以下に、3ケースについて計算結果と実験値の比較を示す。

図-2. 4. 1 (a) ~ (c) に3ケースの*C. antiqua*細胞数変化の実測値と計算値の比較を示す。曝気による混合が行われている間は完全混合していると考えられるので中層で計測された値と完全混合の仮定の元に求められた計算結果をプロットしている。一日一度同調して細胞分裂が起こるとして計算しているが、3ケースとも実験結果と良く一致しており混合状態における*C. antiqua*の増殖モデルの妥当性を表す結果となっている。

曝気を止めた後、*C. antiqua*は同調して日周鉛直移動を始める。この日周鉛直移動により*C. antiqua*細胞濃度は鉛直方向に大きく変化する分布を示すようになる。このため、実験値、計算値とも13時及び23時での表層及び底層における*C. antiqua*細胞濃度をプロットし、比較することにする。*C. antiqua*の日周鉛直移動はreverse migrationとされるもので日中は表層に夜間

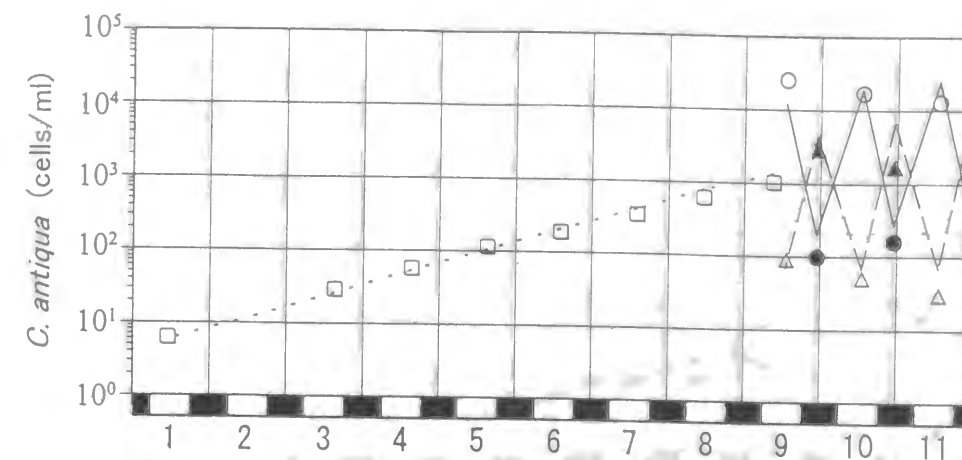


図-2. 4. 1 (a) リン制限ケースにおける*C. antiqua*細胞濃度変化の比較

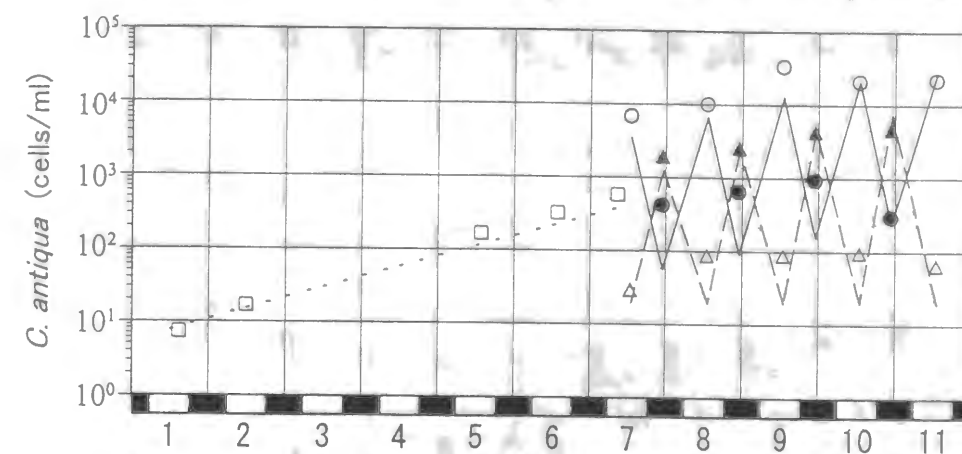


図-2. 4. 1 (b) 窒素制限ケースにおける*C. antiqua*細胞濃度変化の比較

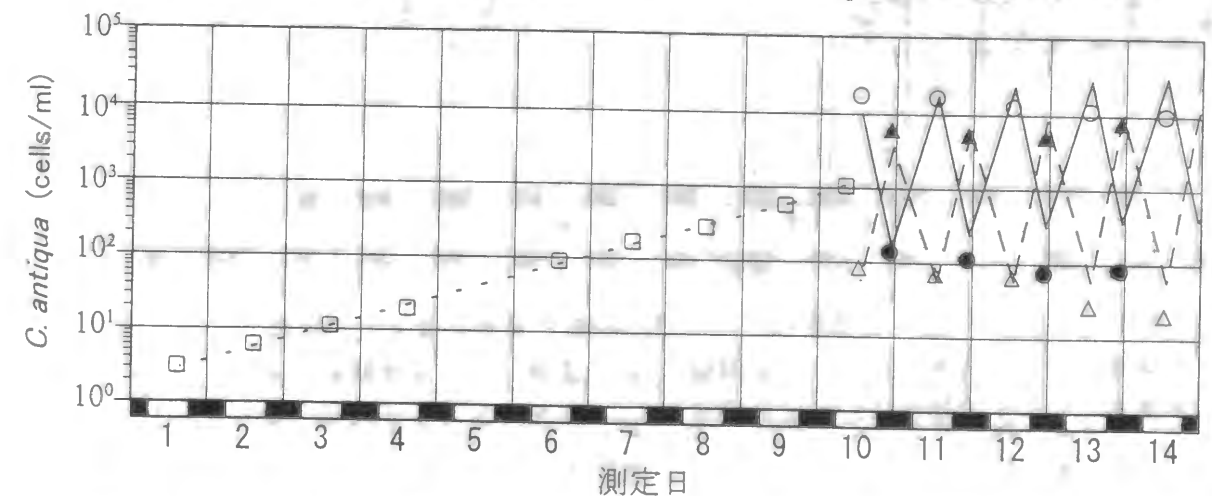


図-2. 4. 1 (c) 窒素・リン制限ケースにおける*C. antiqua*細胞濃度変化の比較
実測値については表層における昼間値(○)、表層における夜間値(●)、
底層における昼間値(△)、底層における夜間値(▲)、中層における値(□)
計算値については表層値(—○—)、底層値(—△—)、中層値(·····)

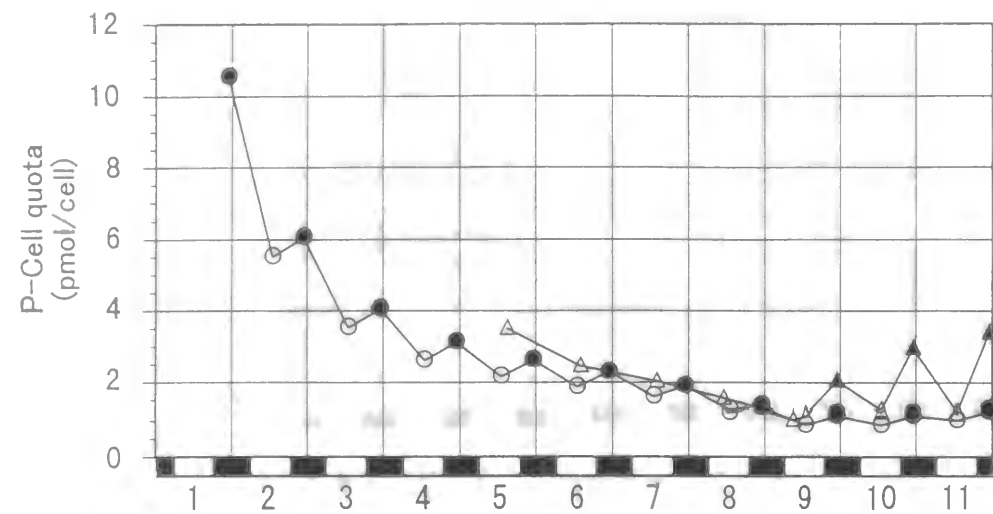


図-2.4.2 (a) リン制限下における細胞内リン含量変化の比較

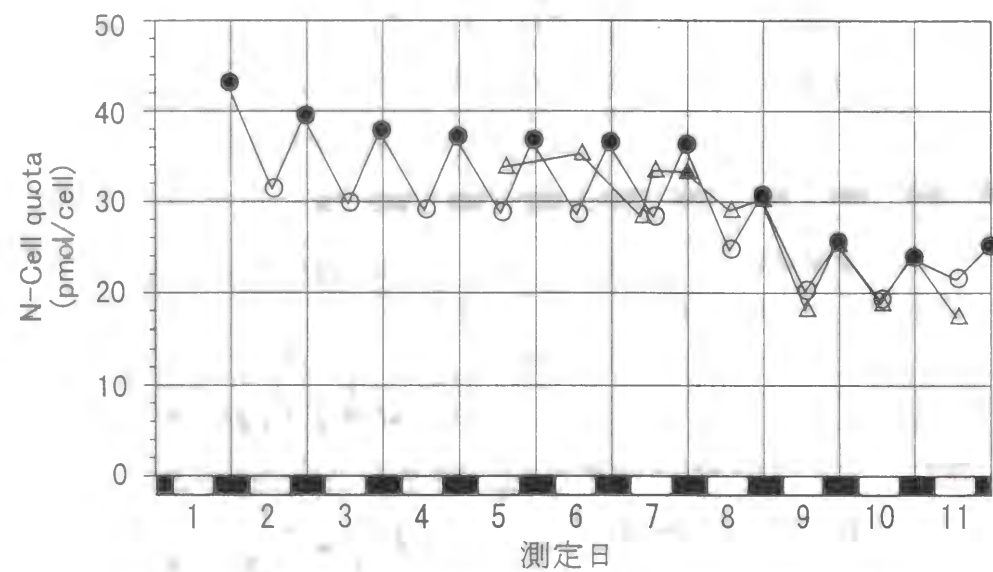


図-2.4.2 (b) 窒素制限下における細胞内窒素含量変化の比較
実測値については表層における昼間値 (△)、底層における夜間値 (▲)
計算値については表層における昼間値 (○)、底層における夜間値 (●)

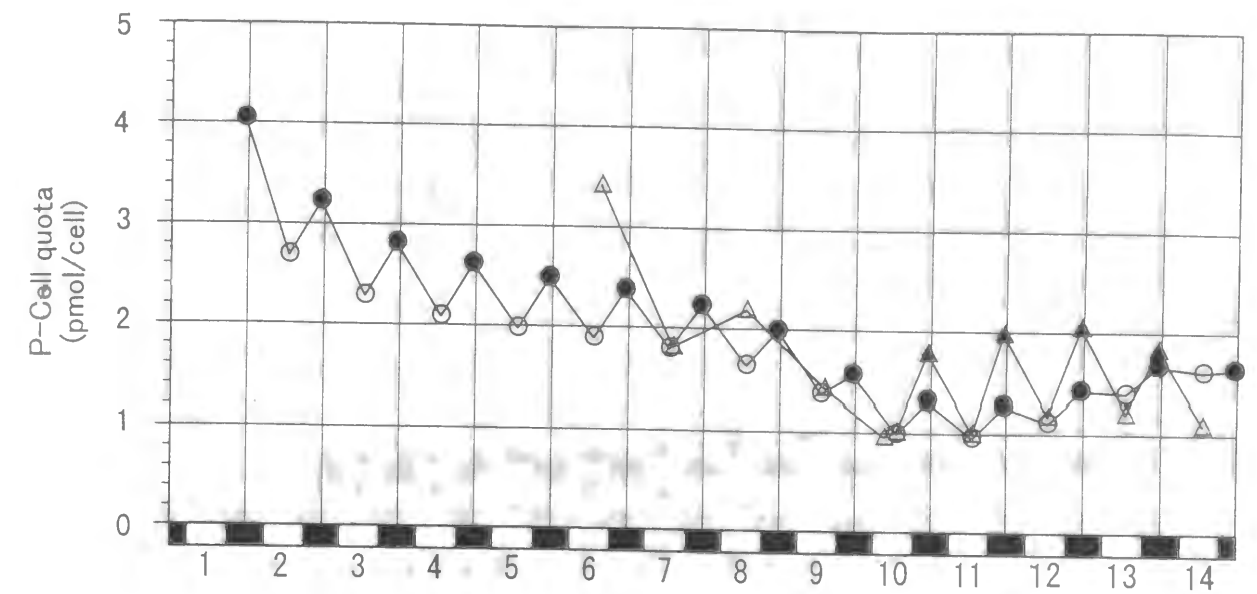


図-2.4.2 (c) 窒素・リン制限下における細胞内リン含量変化の比較

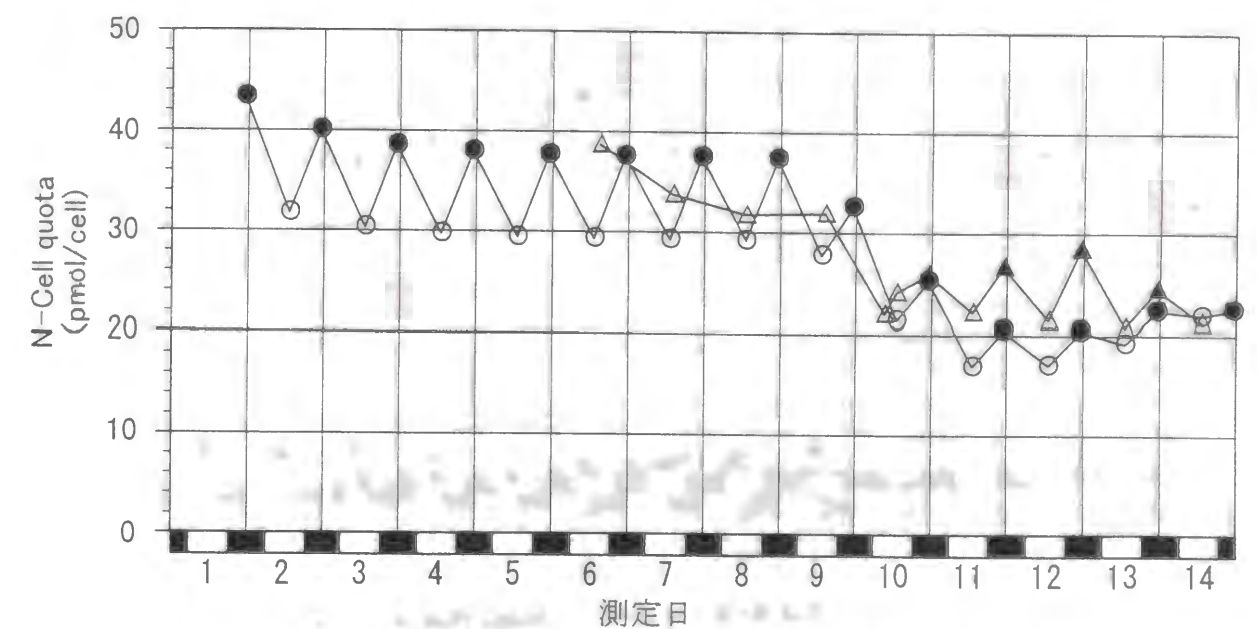


図-2.4.2 (d) 窒素・リン制限下における細胞内窒素含量変化の比較
実測値については表層における昼間値 (△)、底層における夜間値 (▲)
計算値については表層における昼間値 (○)、底層における夜間値 (●)

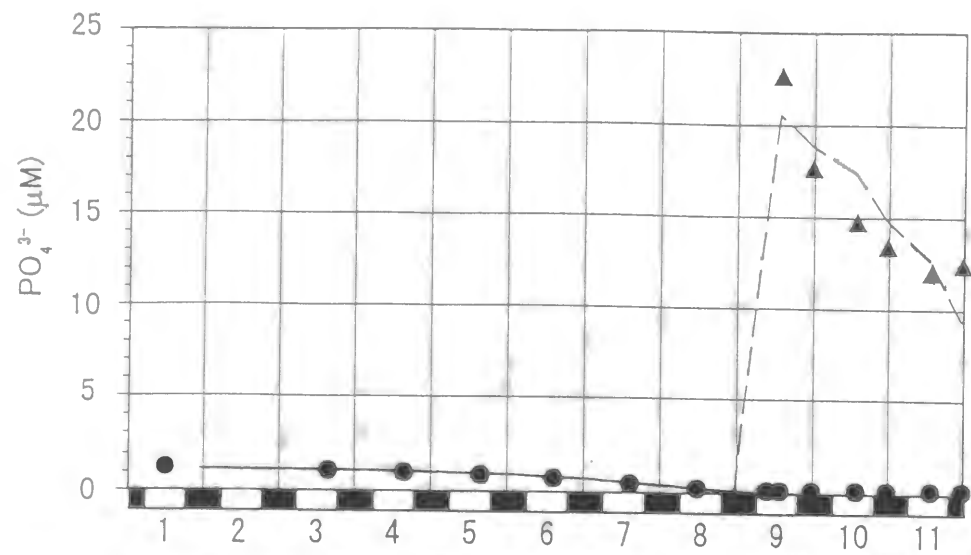


図-2.4.3 (a) リン制限下におけるリン酸塩濃度変化の比較

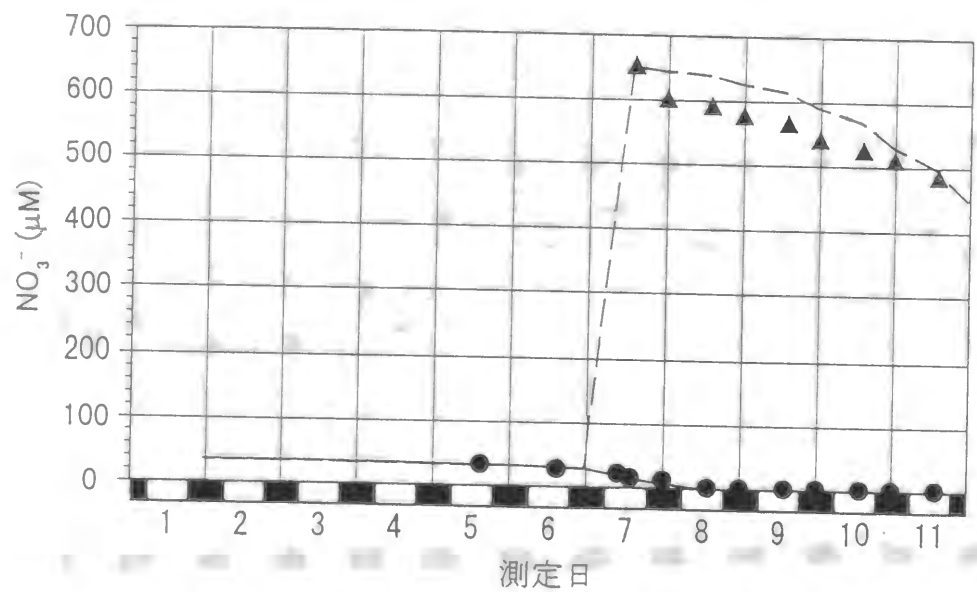


図-2.4.3 (b) 窒素制限下における硝酸塩濃度変化の比較
実測値については表層の値 (●)、底層の値 (▲)
計算値については表層の値 (—)、底層の値 (---)

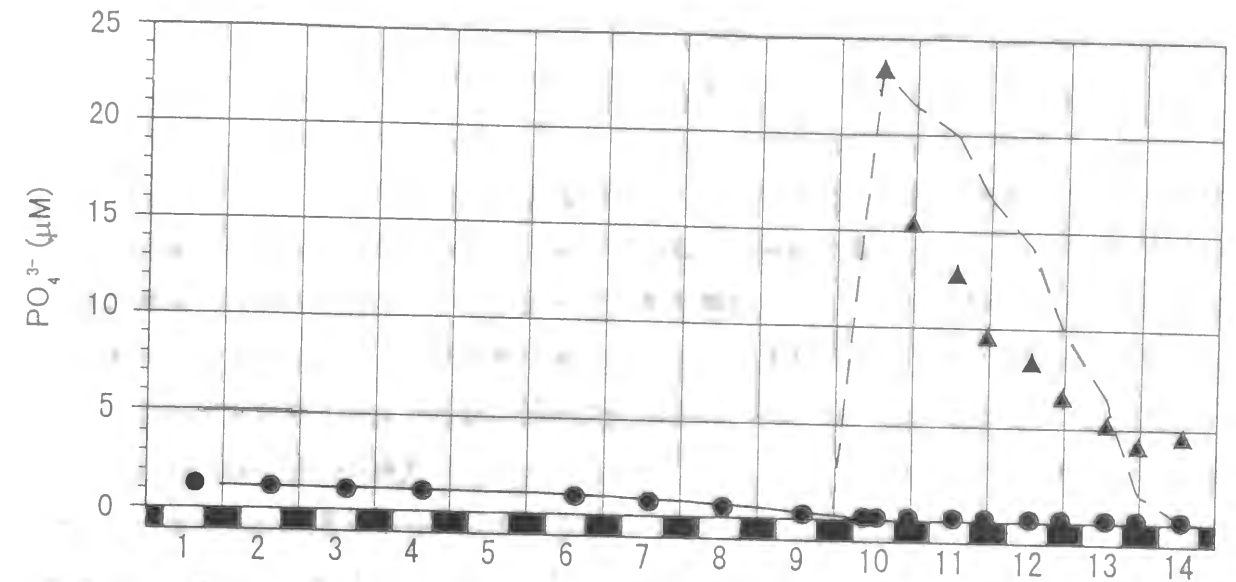


図-2.4.3 (c) 窒素・リン制限下におけるリン酸塩濃度変化の比較

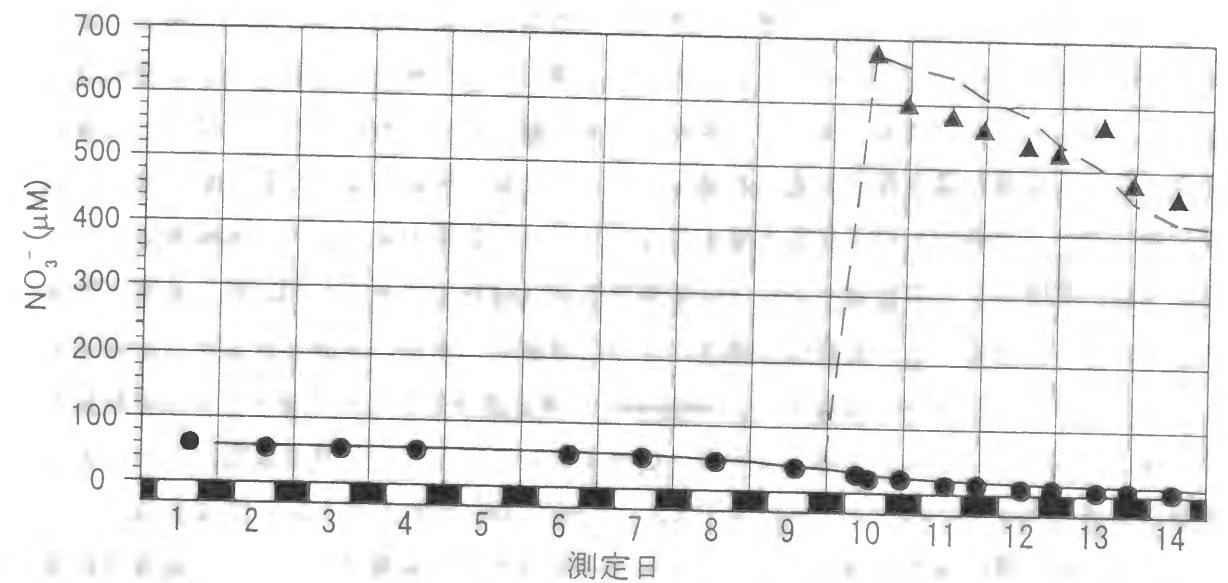


図-2.4.3 (d) 窒素・リン制限下における硝酸塩濃度変化の比較
実測値については表層の値 (●)、底層の値 (▲)
計算値については表層の値 (—)、底層の値 (---)

は底層に移動するものである。*C. antiqua*は、照明が点灯する2～3時間前に表層へ移動を始め、明期には表層に集積し、濃密なブルームを形成し（13時の測定値）、照明が消える1～2時間前に底層へと移動し、マイクロコズムの深さが1.5mしかないで底に達してしまう（23時の測定値）。計算では、実験結果に基づき午前5時に上昇を始め午後5時に下降を始めるという位相で鉛直移動を行う様に設定し、また、 k_0 の値は0.005とした。

2.2節で示したように大多数の個体は同調した位相で日周鉛直移動を示すが、曝気を止めた後も移動を行わない個体があることも実験結果から示唆されている。このため、実験結果に基づいて曝気を止めた時点での全個体数の5%は日周鉛直移動を行わないと仮定して計算を行った。さらに、*C. antiqua*細胞濃度の夜間の鉛直分布は昼間の分布に比べて集積度が少ないことが示されているので、式(2.3.14)、(2.3.15)、(2.3.18)において夜間の分散係数を増加することで対応した(Amano et al., 1997)。この2点の追加的修正によって計算値と実測値の間の差異は窒素制限ケースにおける7日目と9日目の夜間表層濃度を除いて5倍以下となり、この種のモデルとしては極めて精度の高い計算結果を得ることが出来た。

図-2.4.2(a)にリン制限のケースにおける細胞内リン含量変化の実測値と計算値の比較を示す。大多数の個体は日中には表層に、夜間には底層に移動しているので、これらの値が*C. antiqua*群の代表的な値を示すと考えられるため、表層での13時及び底層での23時における値をプロットしている。細胞分裂に伴い細胞内含量は減少し、分裂後はリンを摂取し含量が増加するパターンを繰り返す様子を良く再現している（午前4時頃に細胞分裂を起こすため、23時の値の方が13時のものよりも大きくなる。）。リン制限のケースでは実験開始から8日目になると、成層より上ではオルトリンは枯渇するが（図-2.4.3(a)）、底層で摂取するため、分裂後、細胞内リン含量は上昇するという従前のパターンを繰り返した。計算においても測定と同様の変化を示しており、*C. antiqua*が日周鉛直移動を始めた後も、リン摂取速度のモデル化が妥当であったことを示している。図-2.4.2(b)は、窒素制限のケースにおける細胞内窒素含量変化、図-2.4.2(c)、(d)は、それぞれリン・窒素制限のケースでの細胞内リン含量、窒素含量変化を示している。それぞれ、表層でリン或いは窒素が枯渇した後も、底層で摂取を行っていること、細胞分裂に伴い、栄養塩含量が低下するというプロセスを良く示しており、栄養塩摂取速度のモデルは栄養塩が定常状態である条件の下に得られたものであるが、日周鉛直移動に伴い周囲水の栄養塩濃度が急激に変化する環境における*C. antiqua*の栄養塩摂取速度をも良く表していることが示された(Amano et al., 1997)。

図-2.4.3(a)は、リン制限のケースの槽内の表層と底層におけるオルトリン酸塩濃度変化の実測値と計算値の比較である。*C. antiqua*の摂取速度、細胞数変化、日周鉛直移動共に精度良く再現しているため、槽内のオルトリン酸塩濃度についても良好な再現結果が得られた。

図-2.4.3(b)は、窒素制限のケースの槽内の表層と底層における硝酸塩濃度の比較、図-2.4.3(c)、(d)は、それぞれリン・窒素制限のケースの槽内の表層と底層におけるオルトリン酸塩、硝酸塩濃度の比較である。それぞれ、リン制限のケース同様、良好な一致を示している。

以上の結果より、今回作成した*C. antiqua*の生態モデルについて、増殖に関するモデルの妥当性が確かめられた。

2.4.3 考察

マイクロコズムを用いた*C. antiqua*の日周鉛直移動及び増殖実験結果に基づき、今回作成した*C. antiqua*の生態モデルを検証した。同定計算において増殖及び栄養塩摂取に関するパラメータは、2.3節で述べたように室内培養実験より得られたものをそのまま用いることで概ね良好な結果を得ることができたが、最初の計算では単純に全個体が同期的に鉛直移動するとしていたために、実測値から示唆される移動を行わない個体の存在や実測値に見られる日中においても底層にとどまっていたり夜間においても表層にとどまっている個体の存在を再現することは出来なかった。

このため、まず移動を行わない個体については2.4.2で述べたように実測値との比較を基に全体の5%にあたる個体は鉛直移動しないと仮定し、モデルを修正して実測値と計算値との誤差を減少させることが出来た。実験において鉛直移動を行わなかった個体は混合を終了した時点或いはその後に活性を失っていたものと考えられる。

また、大多数の個体の日周鉛直移動の位相と異なり、日中に底層或いは夜間に表層に存在する個体が存在する理由については、移動を行わない個体に加えて、全ての個体が全く同期した細胞周期を持つものではなく、この周期により同調化される細胞分裂の時期及び日周鉛直移動の位相も完全に同期せず、ある範囲に分布して起こるためと考えられる。この範囲を狭すために、*C. antiqua*細胞に関する収支式である式(2.3.14)、(2.3.15)、(2.3.18)中の鉛直分散係数には水理学的意味の他にこの生物学的な寄与を含めている。*C. antiqua*細胞濃度の実測値は、夜間の鉛直分布は昼間より分散したものになっていることを示しており(Watanabe et al., 1991)、これは昼間に上向きの移動を行わない個体数に比べてより多くの同期しない個体が夜間の下向きの移動を行わないことを示唆するものである。この実験結果を再現するために、計算においては生物学的分散係数を実験値を元に同定し、夜間は昼間の6倍とした(Amano et al., 1997)。これは、実験が行われたマイクロコズムは外部からの擾乱から隔離されており、水理学的な分散係数については時間による変化は無く、また生物学的分散係数に比べて重要でないと考えられるため、夜間の鉛直分布が昼間の鉛直分布に比べてより分散したものになるのは生物学的

理由によるものと考えられるからである。

しかし、実際には大多数の個体と同期せず夜間に下降移動しない個体が昼間に上昇移動しないものに比べて多かった理由として確定的なものは無い。確定的ではないが、表層に存在する個体の細胞内栄養塩濃度は底層に存在する個体よりも低く、このために栄養塩レベルが低く飢餓状態になり遊泳することが不可能になった可能性がある。2. 3節で示した3ケースの実験と計算の比較では、表層において完全には窒素が欠乏していない窒素・リン制限のケース及び窒素が十分存在するリン制限の2ケースに比べて、表層で完全に窒素が欠乏している窒素制限実験において計算値と実測値の差が大きく、夜間に下降しないと測定された個体数が多い。このことは、窒素欠乏が遊泳能力に対して大きな影響を持つことを示唆している。

2. 5 まとめ

第2章においては、瀬戸内海における代表的な赤潮藻類である*Chattonella antiqua*を対象に鉛直次元赤潮発生評価モデルを作成し、これを国立環境研究所において行われたマイクロコズムを用いた*C. antiqua*増殖・集積実験結果を用いて検証した。実験結果から、*C. antiqua*赤潮発生には、日周鉛直移動、夜間栄養塩摂取というそのユニークな特性が重要な役割を果たしていることが示されたことから、この特性を適切に表現するために鉛直次元の移流・拡散方程式に*C. antiqua*の増殖・集積過程を組み込んだモデルとなった。モデルの特長としては、室内実験により得られている栄養塩摂取及び増殖の特性をMichaelis-Menten型の栄養塩摂取モデルとDroop型の増殖モデルを組み合わせる*C. antiqua*増殖モデルとしたことと共に、日周鉛直移動については、*C. antiqua*細胞、細胞に含まれるリン及び窒素の3つのパラメータに鉛直方向の移動速度（昼間は0.8m/hで上昇、夜間は0.8m/hで下降）を与えることで表したことが挙げられる。

マイクロコズムを用いた実験結果との比較から、ここで作成したモデルは*C. antiqua*の増殖、栄養塩摂取、日周鉛直移動を良好に再現することが示された。マイクロコズムを用いた実験では、バクテリアが存在しない条件で行われており、*C. antiqua*による摂取により一旦有機化した窒素、リンが循環して利用されることがなく、培地中の窒素($\text{NO}_3\text{-N}$)、リン($\text{PO}_4\text{-P}$)濃度の変化は*C. antiqua*の摂取によってのみ起こる。このためこのマイクロコズムを用いた一連の実験結果は*C. antiqua*の増殖、栄養塩摂取についてのモデルの精度を確認するために最適である。モデル計算は、*C. antiqua*細胞濃度、細胞内栄養塩含量、培地中の栄養塩濃度をそれぞれ良好に再現したことから、第2章において作成、検証した*C. antiqua*生態モデルは、栄養塩成層が形成された環境における*C. antiqua*の増殖、栄養塩摂取、日周鉛直移動を精度良く再現することが示された。

ただし、日周鉛直移動についてのモデル化については、マイクロコズムを用いた実験については良好な再現を得たと考えられるが、マイクロコズム中の水深は1.5mしかなく、現場海域と

の大きな相違がある。このため、続く第3章において、隔離水塊（メゾコズム）を用いて行われた現場実験結果を基にモデルを改良し、実際の海域において適用しうるモデルとして発展させる。

参考文献

- Amano, K., M. Watanabe, K. Kohata, and S. Harada. 1997. Conditions necessary for *Chattonella antiqua* red tide outbreaks, *Limnol. Oceanogr.*, (in press).
- Bannister, T. T. 1979. Quantitative description of steady state, nutrient-saturated algal growth including adaptation, *Limnol. Oceanogr.*, 24, pp76-96.
- Beck, M. B. 1983. A procedure for modeling, In G. T. Orlob (eds.) *Mathematical modeling of water quality: Streams, lakes, and reservoirs*, John Wiley and Sons, New York, pp11-41.
- Chen, C. W. and C. T. Orlob. 1975. Ecological simulation for aquatic environments, In: B. C. Patten(eds.) *System analysis and simulation in Ecology*, vol. III, Academic Press, New York, pp476-587.
- Cronin, J. 1975. (ed.) *Estuarine Research*, roc. 2nd Int. Est. Res. Conf., Academic Press, New York.
- Cullen, J. J. and S. G. Horrigan. 1981. Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ratio, and the photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. *Mar. Biol.* 62: pp81-89.
- Droop, M. R. 1966. Vitamin B₁₂ and marine ecology: the response of *Monochrysis lutheri*, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 46, pp659-671.
- Droop, M. R. 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae, *J. Phycol.*, 9, pp264-272.
- Elrifi, I. R. and D. H. Turpin. 1985. Steady-state luxury consumption and the concept of optimum nutrient ratios: A study with phosphate and nitrate limited *Selenastrum minutum* (Chlorophyta). *J. Phycol.* 21: pp592-602.
- Eppley, R. W., O. Holm-Hansen, and J. D. H. Strickland. 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. *J. Phycol.* 4: pp330-340.
- Frempong, E. 1984. A seasonal sequence of diel distribution patterns for the planktonic dinoflagellate *Ceratium hirundinella* in a eutrophic lake. *Freshwater Biol.* 14: pp401-421.
- George D. G. and S. I. Heaney. 1978. Factors influencing the spatial distribution of phytoplankton in a small productive lake. *J. Ecol.* 66: pp133-155.
- Hall, C. and J. Day. 1977. (ed.) *Ecosystem modeling in theory and practice: An introduction*

- with case histories, John Wilry and Sons, New York.
- Harris, G. P., S. I. Heaney and J. F. Talling. 1979. Physiological and environmental constraints in the ecology of the planktonic dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *Freshwater Biol.* 9: pp 413-428.
- Heaney S. I., and T. I. Furnass. 1980. Laboratory models of diel vertical migration in the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *Freshwater Biol.* 10: pp163-170.
- Heaney S. I., and R. W. Eppley. 1981. Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankton Res.* 3: pp331-344.
- Heaney S. I. And Talling J. F. 1980. Dynamic aspects of dinoflagellate distribution patterns in a small productive lake. *J. of Ecol.* 68: pp75-94.
- Jassby, A. D. and T. Platt. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 21, pp540-547.
- Jørgensen, S. E. 1976. An eutrophication model for a lake, *Ecological Modelling*, 2, pp147-165.
- 岸 道郎・池田 三郎・平野 敏行・西村 陽、1985. 赤潮生態系の数値モデル、沿岸海洋研究ノート、第22巻、第2号、pp109-118.
- 木幡邦男・渡辺正孝、1987. 制御実験生態系（マイクロコズム）を用いた赤潮発生機構の解析（Ⅶ）—赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* の光制限同調培養下の増殖とそのモデル化—国立公害研究所研究報告、第110号、pp79-88.
- Kremer, J. N. and S. W. Nixon. 1978. *A coastal marine ecosystem*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Lamanna, C. and M. F. Mallette. 1965. *Basic Bacteriology*, The Williams and Wilkins Co., Baltimore, MD.
- Lassiter, R. R. and D. K. Kearns. 1974. Phytoplankton population changes and nutrient fluctuations in a simple aquatic ecosystem model, In: E. J. Middlebrooks, D. H. Falkenberg and T. E. Maloney (eds.) *Modeling the Eutrophication Process*, Ann Arbor Science, MI., pp131-138.
- Lehman, J. T., D. B. Botkin and G. E. Likens. 1975. The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics, *Limnol. Oceanogr.*, 20, pp343-364.
- Lieberman, O. S., M. Shilo and J. van Rijn. 1994. The physiological ecology of a freshwater dinoflagellate bloom population: vertical migration, nitrogen limitation, and nutrient uptake kinetics. *J. Phycol.* 30: pp964-971.
- Mickelson, M. J., H. Maske and R. C. Dugdale. 1979. Nutrient-determined dominance in multi-species chemostat cultures of diatoms, *Limnol. Oceanogr.*, 24, pp298-315.
- Morel, F. M. M. 1987. Kinetics of Nutrient uptake and growth in phytoplankton, *J. Phycol.*, 23, pp137-150.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe. 1983a. Growth characteristics of *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae) Part 1. Effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 39, pp110-114.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe. 1983b. Growth characteristics of *Chattonella antiqua* Part 2. Effects of nutrients on growth, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 39, pp151-155.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe. 1983c. Nitrate and phosphate uptake kinetics of *Chattonella antiqua* grown in light/dark cycles, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 39, pp167-170.
- Nakamura, Y. 1985a. Ammonium uptake kinetics and interactions between nitrate and ammonium uptake in *Chattonella antiqua*, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 41, pp33-38.
- Nakamura, Y. 1985b. Kinetics of nitrogen- or phosphorus- limited growth and effects of growth conditions on nutrient uptake in *Chattonella antiqua*, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 41, pp381-387.
- 中村泰男、1985. *Chattonella antiqua* と *Heterosigma akashiwo* のアルカリフォスファターゼ活性、国立公害研究所研究報告、第80号、pp60-72.
- Nihoul, J. C. J. 1975. *Modeling of marine systems*, Elsevier, New York.
- O'Brien, J. J. and Wroblewski, J. S. 1972. An ecological model of the lower marine trophic levels on the continental shelf off West Florida, Technical Report, Geophys. Fluid Dyn. Inst., Florida st. Univ., Tallahassee.
- Park, R. A., T. W. Gorden and C. J. Desormeau. 1979. Modification to model CLEANER, requiring further research, In: D. Scavis and A. Robertson (eds.), *Perspectives on Lake Ecosystem Modeling*, Ann Arbor Science, MI, pp87-108.
- Parker, R. A. 1973. Some problems associated with computer simulation of an ecological system, In: M. S. Bartlett and R. W. Hiorns (eds.), *The mathematical theory of the dynamics of biological populations*, Academic Press, New York, pp269-288.
- Patten, B. C. 1975.(ed.) *System Analysis and Simulation in Ecology*, Academic Press, New York, Vols. I-III.
- Platt, T. C. L. Gallegos and W. G. Harrison. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton, *J. Mar. Res.*, 38, pp687-701.
- Rhee, G. Y. 1978. Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake, *Limnol. Oceanogr.*, 23, pp10-25.

- Steele, J. H. 1958. Plant production in the northern North Sea, Scottish Home Dept. *Mar. Res.*, 7, pp1-36.
- Takahashi, M., K. Fujii and T. R. Parson. 1973. Simulation study of phytoplankton photosynthesis and growth in the Fraser River Estuary, *Mar. Biol.*, 19, pp102-116.
- Talling, J. F. 1957. The phytoplankton populations as a compound photosynthetic system, *New Phytol.*, 56, pp133-149.
- Vollenweider, R. A. 1965. Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements, *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.*, 18, pp425-457.
- Walsh, J. J. and R. E. Dugdale. 1971. A simulation model of the nitrogen flow in the Peruvian upwelling system, *Invest. Pesq.*, 35, pp309-330.
- Walsh, J. J. 1975. A spatial simulation model of the Peruvian upwelling ecosystem, *Deep-Sea Res.*, 22, pp201-236.
- 渡辺正孝、木幡邦男、功刀正行、1987. 塩分・リン酸塩による成層条件下での *Heterosigma akashiwo* の日周鉛直移動と体内リン蓄積過程、国立環境研究所研究報告、第110号、R-110-'87, pp103-114
- Watanabe, M., K. Kohata and T. Kimura. 1991. Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification, *Limnol. Oceanogr.*, 36, pp593-602.
- Watanabe, M., K. Kohata, T. Kimura, T. Takamatsu, S. Yamaguchi and T. Ioriya. 1995. Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm, *Limnol. Oceanogr.*, 40, pp1447-1460.
- Watanabe, M. M., Y. Nakamura and K. Kohata. 1983. Diurnal vertical migration and dark uptake of nitrate and phosphate of the red tide flagellates, *Heterosigma akashiwo* Hada and *Chattonella antiqua* (Hada) Ono (Raphidophyceae), *Jpn. J. Phycol.*, 31, pp161-166.
- Webb, W. L., M. Newton and D. Starr. 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*; A mathematical model. *Oecologia*, 17, pp281-291.

第3章 内湾における *Chattonella antiqua* 赤潮発生ポテンシャルに関する評価

3.1 はじめに

Chattonella antiqua 赤潮の発生現場で見られる特徴的な海洋構造は、比較的浅い水深（5～7 m）に安定した栄養塩成層が存在し、表層での栄養塩は欠乏状態であり、底層に多くの栄養塩が存在している構造である。2章においては、*C. antiqua* はこの成層構造を日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取という特性を利用して赤潮を形成するまでに増殖・集積するという仮説を検証するために、2.2節において室内制御実験系（マイクロコズム）を用いた実験により *C. antiqua* によるリン・窒素成層条件下での日周鉛直移動と夜間底層での栄養塩摂取を明らかにした。また、2.3節において作成した *C. antiqua* の生態モデルは2.4節においてマイクロコズム実験結果を用いて検証され、その増殖モデル及び栄養塩摂取モデルに関して妥当性が示され、またマイクロコズムという限られた実験系における日周鉛直移動のモデルについても妥当性が示された。この様に、2章においては *C. antiqua* によるリン・窒素成層条件下での日周鉛直移動と夜間底層での栄養塩摂取を実験的に証明すると共に、さらに実験結果を適切に再現しうるモデルの作成を行った。

しかし、1.5mの高さのマイクロコズム実験によっても *C. antiqua* が本当に現場海域において栄養塩豊富な底層にまで達することが可能かどうか不明であり、日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取が現場においても *C. antiqua* による赤潮発生に重要な役割を果たしているという仮説は長く検証されてこなかった。

第3章では、国立環境研究所において開発された海域に存在する自然生態系をそのまま捕獲する隔離水塊（メゾコズム）を用いて行われた現場実験において初めて観測された *C. antiqua* の日周鉛直移動のパターンを基にして現場海域における *C. antiqua* の日周鉛直移動のモデル化について検証し、*C. antiqua* の日周鉛直移動について考察を加えると共に、2章で作成したモデルを用いて *C. antiqua* 赤潮の発生ポテンシャルを定量的に評価し、赤潮発生のために必要な環境条件・制御因子等を明らかにする。

3.2 *Chattonella antiqua* の日周鉛直移動観測

1989年夏に行われたメゾコズム実験についての詳述は次の4章に譲り、ここではメゾコズム実験の中で観測された *C. antiqua* の日周鉛直移動について述べる。

実験は7月21日から8月14日にかけて行われたが、栄養塩の注入による安定した浅い栄

養塩成層が形成された結果、8月9日以降メゾコズムの中は*C. antiqua*の赤潮状態となった。実験終了直前の8月12～13日にかけて昼夜連続観測が行われ、*C. antiqua*の赤潮現場海域での日周鉛直移動が観測された(図-3.2.1)(Watanabe et al. 1995)。*C. antiqua*細胞濃度は、8月12日15時には表層で119 cells/mlであったが、21時には表層は8 cells/mlとなり、5 m層に最大値143 cells/mlを示した。24時には5 m層で88 cells/ml、7.5 m層で86 cells/mlとなり、約半分の細胞が栄養塩豊富な6 m以深に移動してきた。この水深6 m以深の人為的富栄養化による栄養塩成層は安定に維持されており、鉛直循環装置の停止により表層への栄養塩の巻き上げはほとんどなかった。8月13日3時にはほとんどすべての*C. antiqua*細胞は栄養塩豊富な7.5 m層に移動し、そこでの濃度は229 cells/mlとなった。6時には上層へと移動し、5 m層に147 cells/ml、7.5 m層で109 cells/mlとなっていたが、表層にはまだほとんどの細胞は到達していなかった。9時には表層で116 cells/mlとなり7.5 m層にまで広く分布していた。12時にはほとんどの細胞は表層に達し集積しており、421 cells/mlという*C. antiqua*大規模赤潮状態となった。この観測により*C. antiqua*は現場海域で水深7.5 mまで鉛直移動することが初めて判明した(図-3.2.1)。水深6 m以深の人為的富栄養化が、7.5 mまで日周鉛直移動を行う*C. antiqua*に夜間の栄養塩摂取を可能にし、昼間における表層への集積が赤潮として顕在化するまでに増殖可能にしたと考えられる。

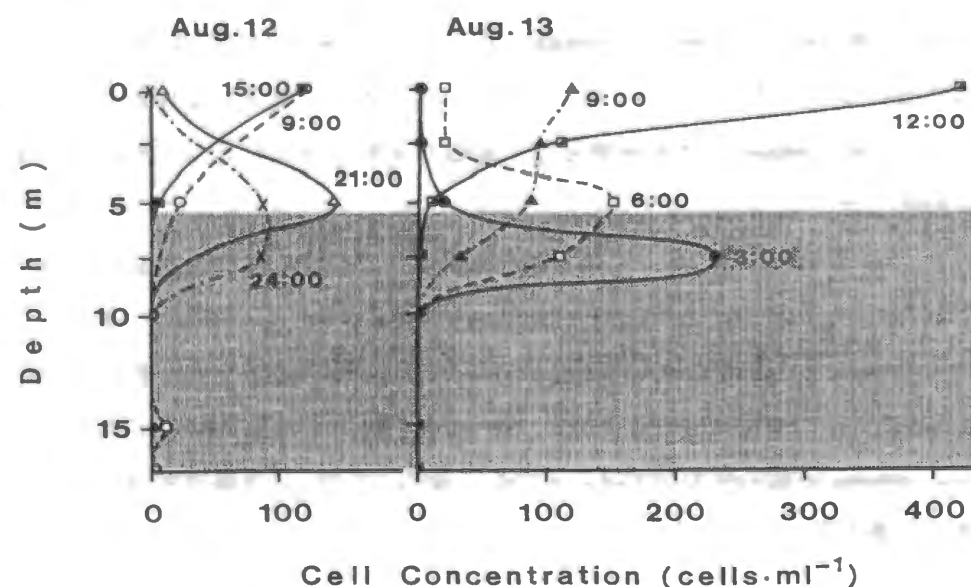


図-3.2.1 メゾコズム内で観測された*Chattonella antiqua*の日周鉛直移動(Watanabe et al. 1995)

3.3 検証計算結果

ここでは、メゾコズム実験によって得られた*C. antiqua*日周鉛直移動観測を用いて行った現場海域における*C. antiqua*日周鉛直移動モデルの検証を行う。モデル構造は、以下に述べた変更点を除いてマイクロコズム実験の検証に用いたものと同じである。ただし、水深18 mの海洋メゾコズムをモデル計算では一つの厚さが1 mのコントロールボリュームによって18層に分け、計算を行った。検証期間中、*C. antiqua*はメゾコズム中の優占種でありまた、動物性プランクトンによる捕食の影響も特に見られなかったため、基本的には、2.3節で作成したモデルが適用可能であると考えられる。計算は、8月12日午前9時に測定された条件を初期値として与え、8月13日の午後12時まで行い、この期間中に測定された*C. antiqua*の日周鉛直移動による鉛直分布の変化との比較により*C. antiqua*日周鉛直移動モデルの検証を行った。

マイクロコズムを用いた実験では、水槽の高さが1.5 mしかなかったため、*C. antiqua*が、どれほどの水深まで遊泳する能力があるかは不明であったが、メゾコズムを用いて行った実験結果からは、水深7.5 mまで下降することが示された。マイクロコズムを用いた実験を再現した*C. antiqua*の日周鉛直移動のモデル化においては、一日の鉛直移動を時間によって上昇する移動と下降する移動の2つに分けることで良好な再現性を得ることができたため、当初はマイクロコズム実験の再現を行ったモデルをそのままメゾコズム実験結果に適用したが、以下に述べるようにモデル検証の過程で水深7.5 mまで下降するという観測結果を適切に再現するために必要な新たな知見が加わったので、これをもとにモデルを改良した。

図-3.3.1は、大規模ブルームに至る2日間の*C. antiqua*細胞濃度鉛直分布の測定結果と同定された計算結果の比較を示している。同定に際しては、*C. antiqua*の日周鉛直移動のモデル化に関して、以下の3つの条件を設定して計算した。すなわち①8 m以深には遊泳しない、②午前3時に上昇運動を開始し、午後5時に下降運動を開始する、③遊泳速度は0.8 m/時で一定であるという条件である。ここで*C. antiqua*は8 m以深には遊泳しないとしたのが新たに改良された点である。

この*C. antiqua*は8 m以深には遊泳しないという条件は、*C. antiqua*の日周鉛直移動の観測結果と計算結果との比較から判明した条件である。観測結果(図-3.2.1)は、8月13日の午前3時の分布として水深7.5 m付近における集積(ピーク)を示しているが、計算において、下降運動に何の制限もつけなければ、この水深より深くまで下降し続ける個体もあり、観測値に見られるような集積は表し得ない。しかし、8 m以深には遊泳しないという条件をつけたことで、計算結果は、午前3時の分布として水深7.5 m付近における集積(ピーク)を示すことを含めて、観測により得られた*C. antiqua*の分布と比較して、量的にも、分布の特性についても非常に良好な一致を示した(図-3.3.1)。

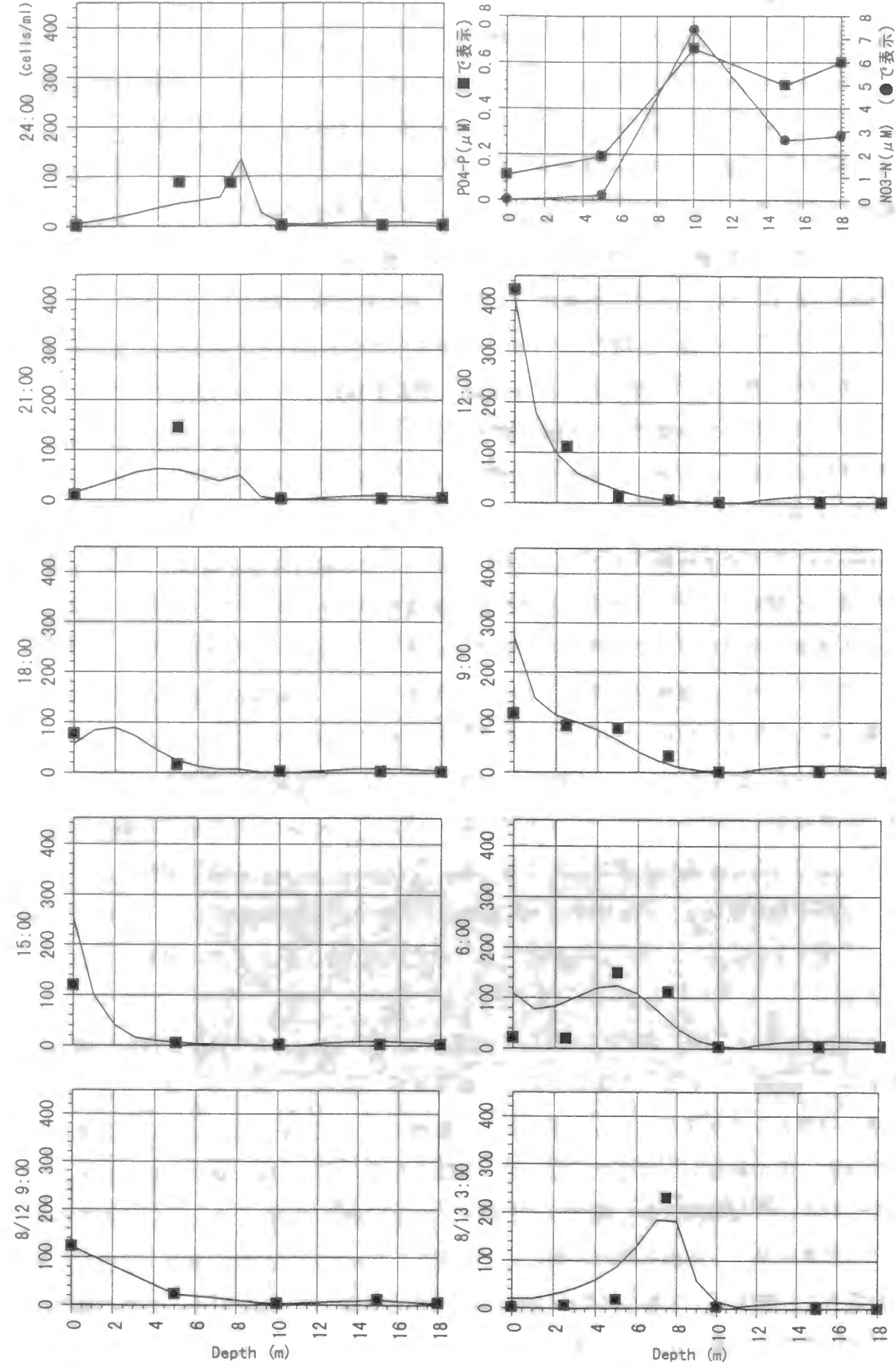


図-3.3.1 *C. antiqua* の日周鉛直移動の実測値と計算値の比較 (下降が8 m付近までの制限有りの場合)
(Measured (■) vs. Calculated (—) unit in cells/ml)

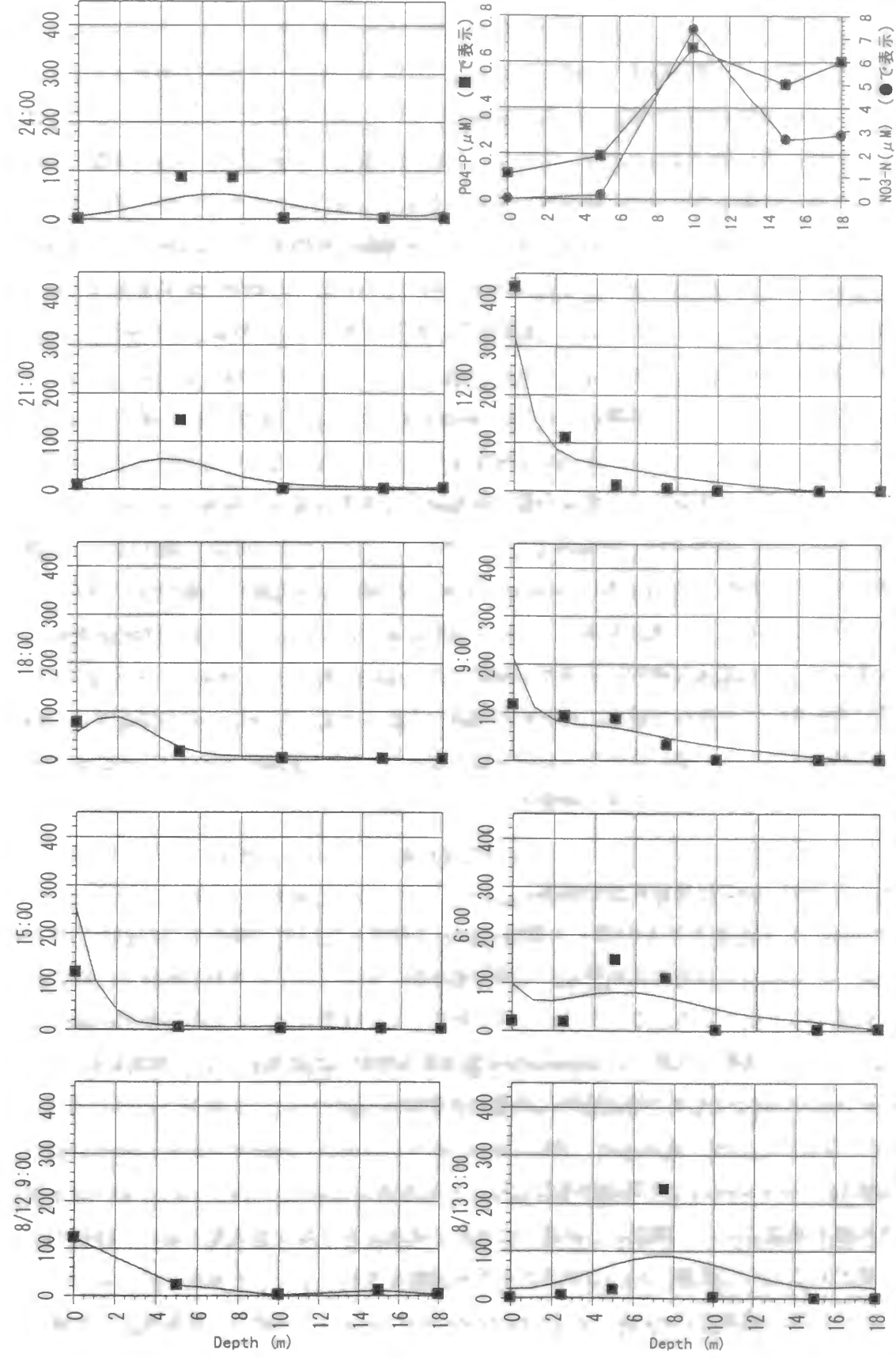


図-3.3.2 *C. antiqua* の日周鉛直移動の実測値と計算値の比較 (下降制限が無いとした場合)
(Measured (■) vs. Calc. (—) unit in cells/ml)

比較のため、水深に関わりなく、*C. antiqua*が日周鉛直移動を行ったとして計算した結果を図-3. 3. 2に示す。例えば、8月13日の午前3時における水深7.5 mにおける集積は全く再現できない点など、測定結果とは明らかに異なる鉛直分布を示しており、測定された分布を再現するには*C. antiqua*が水深8 m以深には遊泳しないという条件をつけることが必要であることがわかる。図-3. 3. 1と3. 3. 2の比較から明らかなように、下降する際の制限が何もなければ、計算された分布は観測値に見られるような突出したピークを表さず、よりなだらかで広範囲な分布を示す。この様な分布はもし下降運動に制限がなければ起こりうる分布である。Sommer and Gliwicz(1986)は、ある湖沼において*Volvox*の広範囲の鉛直移動について観測を行っているが、この分布を見ると、下降運動の制限が無いとして計算された図-3. 3. 2の結果と相似の分布を示している。このため、図-3. 3. 1と3. 3. 2に示された2つの計算結果の比較はメゾコズム実験において*C. antiqua*がそれ以上下降できない、或いはしない一種の下降限界が存在していたことを強く示唆するものとなった。先にも述べたように下降制限を付け加えたモデルは実際の日周鉛直移動の観測結果を非常に良好に再現している。

実験より7.5 m、計算では、近似値をとって8 mとした*C. antiqua*遊泳可能深度は、底層での栄養塩摂取の可能性を左右する*C. antiqua*ブルーム形成にとって極めて重要なパラメータの一つである。この結果は、現場海域で行われた実験に基づいて得られたものであると共に、モデル計算によっても数値実験的に妥当性が確認されたものである。この様に、メゾコズムによる実験結果を用いて日周鉛直移動のモデルが検証できたことで、*C. antiqua*の現場海域における日周鉛直移動についても適切なモデル化が可能となった。ここで問題となった*C. antiqua*の日周鉛直移動の限界については、次節で考察することにする。

3. 4 *C. antiqua*の日周鉛直移動限界

*C. antiqua*の日周鉛直移動を制限する要因について調査した研究は現在までのところ見あたらないが、同じように日周鉛直移動を行う渦鞭毛藻類に関しては下降運動を制限する要因についての研究がなされている。ここでは、これら研究により指摘されている制限要因を挙げると共に、メゾコズム実験と比較し*C. antiqua*の下降運動を制限した要因について考察を行う。

*Ceratium hirundinella*は夜間下降運動時に底層の無酸素水を避けることが報告されている(Heaney and Talling 1980, Frempong 1984, James et al. 1992)。Heaney and Furnass(1980)は水温成層も*C. hirundinella*の下降運動を妨げることを指摘している。Kamykowski(1981)は4種類の海洋渦鞭毛藻類について調査し、日周鉛直移動の過程で大きな水温勾配を越えて移動することは可能であるものの底層における低温水が下降運動を制限することを発見している。また、Blasco(1978)は塩分成層が*Gonyaulax polyedra*と*Ceratium furca*の下降運動を移動速度を低減さ

せることにより制限することを指摘している。

以上述べた溶存酸素、水温、塩分濃度といった要因は*C. antiqua*の日周鉛直移動に影響を与える可能性を持つ環境要因として否定することはできないが、少なくともメゾコズム実験においては、これらのうちどれも*C. antiqua*の下降運動を制限した要因としては考えにくい。メゾコズムの全水柱を通して貧酸素化した部分は無く(表層での溶存酸素濃度は7.9ppm、底層では4.4ppmであった。)、強固な水温成層も塩分成層も観測されなかった(表層での水温は26.5℃、塩分濃度は31.5‰に対して底層での水温は24.2℃、塩分濃度は32.4‰であった。)

日周鉛直移動を行うプランクトンの中には、細胞内栄養塩含量に密接に関係して移動の位相を変えるものもある。Heaney and Eppley(1981)は窒素枯渇した状況において*Gonyaulax polyedra*と*Ceratium furca*は通常よりも早く下降を始め、また上昇する際も水表面まで上昇しないことを発見している。この様な反応は、成層した状況においてより深い層において窒素が利用可能である可能性が高いことを考えると、早く底層にまで到達しうることによって窒素枯渇に対する反応として理にかなったものと言える。メゾコズムにおいて観測された水深7.5 mにおける*C. antiqua*の下降運動の停止についても、ちょうど栄養塩成層の直下で下降運動の速度を落としていると見られるため、栄養状態に対する生態的反応によって説明できる可能性がある。すなわち、栄養塩摂取が可能になったため、それ以上の下降を行わなかったと考えることもできる。しかし、現在までの知見ではこれは証明できないので、この7.5 mの移動距離限界までの下降運動は*C. antiqua*の日周鉛直移動の一般的な特性と仮定して今後のシミュレーション計算において用いることとする(Amano et al. 1997)。

3. 5 *C. antiqua*生態モデルによる数値実験計算

マイクロコズムを用いた実験結果により*C. antiqua*増殖モデルの妥当性が示され、メゾコズムを用いた実験結果により*C. antiqua*の日周鉛直移動のモデルを改良し現場海域における日周鉛直移動の再現が可能となったので、本モデルを用いて*C. antiqua*ブルーム形成のための必要条件について検討を行った。

ある領域での*C. antiqua*細胞濃度変化は、その領域を一つのコントロールボリュームと考えれば、コントロールボリューム中での変化とコントロールボリュームの境界を越えて出入りするものによる変化の和として表される。コントロールボリューム中の変化は細胞分裂による増加や動物性プランクトンによる捕食を含む死滅により起こり、境界を越えて出入りする変化は日周鉛直移動による*C. antiqua*細胞の自発的な移動と水の移流や拡散による受動的な移動により起こる。実際の環境中においてはこれらの要素の和としての結果のみが現れるため、もし*C. antiqua*赤潮が起こったとしても、これがどのような個別要素の組み合わせで起こったのかは現

場での実験では分けて考えることができない。これに対して、数値実験を行うことによりそれぞれの要素がどのような寄与をもって赤潮を引き起こすのかについて個別に調べることが出来る。

手法としては、種々の環境条件を仮定することで*C. antiqua*増殖についての数値実験を行った。環境条件として初期細胞濃度、海水の交換率、成層位置、栄養塩レベル、動物性プランクトンによる捕食を取り上げ、これら条件を変化させて、*C. antiqua*増殖に対する影響を調べた。ここまで開発した*C. antiqua*生態モデルは*C. antiqua*細胞が単独で環境中に存在し増殖する過程をモデル化したものであり、他藻類種の栄養塩競合関係、増殖阻害関係等を組み込んだものになっていない。従って、本モデルを現場に適用した場合、そこに得られる結果は*C. antiqua*が他生物群との相互作用なしに単独で与えられた物理、化学環境下で最大どの程度まで増殖可能なのか、また、その支配環境因子は何であるかを提示している。他生物群との相互関係は*C. antiqua*の増殖にとっておおむね不利になるものが多いのでここでの目的は*C. antiqua*の最大増殖可能量を正確に推定することとする。

ここでは、継続的に現場観測実験が行われてきた播磨灘家島諸島の内湾を対象にモデル計算を行った。特に*C. antiqua*と海洋構造との相互作用が*C. antiqua*の増殖に対してどのような影響を与えるのかを上記の環境因子（成層位置、海水の交換率、初期細胞濃度、栄養塩レベル、動物性プランクトンによる捕食）の増殖に対する数値実験より明らかにし、*C. antiqua*ブルーム形成に必要な条件について検討を行った。

栄養塩成層位置については一つのケースは日周鉛直移動の範囲よりも浅い6 m、もう一つのケースは範囲より深い10 mの2つのケースを設け、海水の交換率については湾内の滞留時間が5、10、20日となるように3つのケースを設定した。現場における観測からは平均的な滞留時間は10～20日と考えられる。初期細胞濃度は最も底の1 m層にのみ5cells/mlの初期値を与えた。これは、以下に示す計算から得られたものである。Imai et al. (1984a)は瀬戸内海における底泥の表面3cmに存在する*C. antiqua*の休眠細胞の最確値は130cells/g-sedimentと推算している。さらに底泥の密度についてもImai et al. (1984b)によって1.3g/cm³と算定が行われている。これらの算定値を基に表面3cmに存在する休眠細胞が全て発芽したと仮定すると、今回の計算では各コントロールボリュームの層厚が1 mであるため最底部の1 m層における濃度に変換すると5cells/mlという細胞濃度に相当することになる。この休眠細胞が最大限に発芽したとする基本ケースに加えて、初期の発芽細胞濃度を変化させたケースの計算を行った。栄養塩レベルについては現況のレベルを基本ケースとして計算を行った。最後に、動物性プランクトンについては、*C. antiqua*の捕食者として*Paracalanus parvus*を対象とし、Uye(1986)による現地観測とUye(1982)による実験に基づいて全水柱において0から5individuals/lと濃度を設定した。ただし、動物性プランクトンの鉛直濃度分布は知られていないため、分布は鉛直

方向に一樣と仮定した。

表-3. 5. 1に執り行った数値実験のケースとそれぞれ与えた環境条件のまとめを示す。現在の播磨灘家島での栄養塩レベルにおいて、滞留時間10日、成層位置6 m、初期シスト発芽細胞濃度5 (cells/ml)、動物プランクトン0 (indiv./l)の状態をBase Run 1とし、すべての比較の基本とした。結果の比較は表層集積細胞濃度(14:00の値)を用いて行った。計算は、30日間について行った。ケースによっては完全に定常に到達しない場合もあったが、*C. antiqua*ブルーム発生期間を考慮して30日間の計算結果の比較を行った。この30日間という期間は7月中旬から8月中旬にかけての1ヶ月を対象と考えている。これは、7月中旬には、底層水温がシストの発芽に適したものになり、6月から7月にかけての湾周辺の陸地起源の流出による栄養塩濃度の上昇が起こるため7月中旬を計算開始時期としたものであり、また、8月中旬以降は台風によって成層が破壊されることが多いため計算の前提条件が変わってくるため8月中旬を計算終了時期としたものである。

3. 5. 1 モデル計算の環境・初期条件

本モデルで用いた環境条件・初期条件は3年間にわたり播磨灘家島諸島で夏期(7月中旬～8月中旬)に得られた観測値の平均値を用いた。すなわち

- (1) 家島での栄養塩濃度は過去3ヶ年大きく変化せず、平均的に表層で $PO_4-P=0.04 \mu M$, $NO_3-N=0.2 \mu M$, $NH_4-N=0.4 \mu M$, 下層で $PO_4-P=0.3 \mu M$, $NO_3-N=4.0 \mu M$, $NH_4-N=2.0 \mu M$ という値が得られており、栄養塩レベルの影響を調べるケース11、12を除いてこれらの値を計算期間中用いた。
- (2) 水温は観測期間の平均値として表層27℃、底層22℃を与えた。
- (3) 水中0 mの照度及び水中消散係数は観測期間の平均値としてそれぞれ

$$I_0 = 0.44 \sin \left[\frac{\pi}{12} (t - 6) \right] \quad (\text{ly} / \text{min})$$
$$k_e = 0.34 \quad (1 / \text{m})$$

を与えた。

- (4) 対象海域の有効容量は $V=3.34 \times 10^7 \text{ m}^3$ 、平均水深20mを与えた。
- (5) 鉛直格子 $\Delta Z=1\text{m}$ ($J=1 \sim 21$; $J=1$ が底、 $J=21$ が水面)、時間間隔 $\Delta t=0.02\text{h}$ とした。
- (6) *C. antiqua*はシストより発芽するとし、初期細胞濃度を底($J=1$)に与えた。
- (7) 流入してくる海水の栄養塩濃度は初期値の栄養塩濃度と常に等しいとする。また流入・流出分布は鉛直方向に一樣な分布を与えている。

以上の条件の基で*C. antiqua*ブルーム形成に必要な条件について検討を行った。

表-3. 5. 1 数値実験のケースと環境条件のまとめ

番号	滞留時間 (Days)	栄養塩成層位置 及び栄養塩レベル (m)	初期発芽細胞濃度 (底層 1 mのみ) (cells/ml)	捕食
(Base Run) 1	10	6	5	無
2	5	6	5	無
3	20	6	5	無
4	10	6	2	無
5	10	6	5	有 (5 indiv./l)
6	10	10	5	無
7	5	10	5	無
8	20	10	5	無
9	10	10	2	無
10	10	10	5	有 (5 indiv./l)
11	10	6 (20%削減)	5	無
12	10	6 (30%削減)	5	無

3. 5. 2 動物プランクトンによる捕食のパラメータ

C. antiqua プルームの消長過程を理解するには、*C. antiqua* の増殖要因と共に *C. antiqua* に捕食圧を加えている動物プランクトンの役割も重要である。ここで、捕食圧は、動物プランクトン 1 個体が単位時間あたりに捕食する *C. antiqua* の細胞数で表される捕食率としてモデル化する。Uye (1986) は瀬戸内海に出現する代表的な過性かいあし類 (5 種) の *C. antiqua* に対する捕食実験を行っている。本モデルにおいては報告されているかいあし類 5 種の中でも特に 1983 年 6 月 29 日～7 月 3 日と 8 月 26 日～28 日に Uye (1986) が行った播磨灘での調査において最優占種であった *Paracalanus parvus* をモデル中に組み込んだ。*P. parvus* による捕食率は Uye (1986) のデータより次式を求めた。

$$f = 2500 \frac{P - P_0}{K_z + P - P_0}$$

ここで $f = P. parvus$ による捕食率 (cells/indiv./d)

K_z = 半飽和定数 (100 cells/ml)

P_0 = 捕食のための閾値 (cells/ml)

$P = C. antiqua$ 細胞濃度 (cells/ml)

3. 5. 3 数値実験結果

(1) 滞留時間と栄養塩成層位置

図-3. 5. 1 に滞留時間と成層位置が *C. antiqua* 表層集積細胞濃度に与える影響を示す。成層位置に関わらず、滞留時間が長くなることにより、*C. antiqua* 細胞数は増加する。成層位置が 6 m の場合、滞留時間が 5 日と短い場合でも *C. antiqua* 細胞数は若干増加するが、10 m の場合には、滞留時間 5 日の場合、一旦増加するものの、6 日目を境に減少する。これは、初期条件として与えた細胞内窒素及びリン含量に基づく増加率が、かなり高いために最初の 5 日間は短い滞留時間にも関わらず増加傾向を示すが、その後、細胞内含量が周囲の栄養塩濃度により規定される様になり、フラッシュ効果が増殖に勝り、細胞濃度の減少につながった結果と考えられる。

C. antiqua 表層集積細胞濃度が 100 cells/ml を越えると顕著な赤潮として確認されるが、栄養塩成層が水深 10 m で日周鉛直移動の範囲よりも深い場合、30 日間にこのレベルにまでは増殖し得ないことが示された。また、成層位置が 6 m と浅い位置に存在していても滞留時間が 5 日と短ければ、30 日後の *C. antiqua* 表層集積細胞濃度は滞留時間が 20 日の場合の 10 分の 1 に過ぎず、赤潮発生レベルには達しないことが示された。

(2) 初期細胞濃度と栄養塩成層位置

図-3. 5. 2 に初期細胞濃度が *C. antiqua* 表層集積細胞濃度に与える影響を示す。成層位置が 6 m のケースで比較すると、初期細胞濃度が 2 cells/ml の場合 *C. antiqua* 表層集積細胞濃度が赤潮レベルの 100 cells/ml に到達するまでに 25 日間かかっているが、これは初期細胞濃度を 5 cells/ml とした場合より 7 日遅れである。成層位置が 6 m の場合、初期細胞濃度が 2 (cells/ml) としたケースは 30 日後でも増加を続けており、成層位置が *C. antiqua* の日周鉛直移動距離内にある場合、長期にわたる計算を行えば、初期細胞濃度の影響は見られなくなると考えられるが、細胞数増加にかかる時間は長期化する。先に述べたように *C. antiqua* 赤潮発生に適した季節は 1 ヶ月程度しか続かないことを考慮すれば、この期間内に赤潮が発生するために初期細胞濃度のレベルは重要であることが分かる。成層位置が 10 m の場合は、初期細胞濃度の影響は特に顕著で、初期細胞濃度が少なければ、1 ヶ月後の *C. antiqua* 細胞数が少なくなる結果となった。

(3) 捕食と栄養塩成層位置

図-3. 5. 3 に動物性プランクトンによる捕食がある場合の *C. antiqua* 表層集積細胞濃度に与える影響を示す。成層位置が 6 m の場合、10 m の場合を問わず、計算条件として与えた動

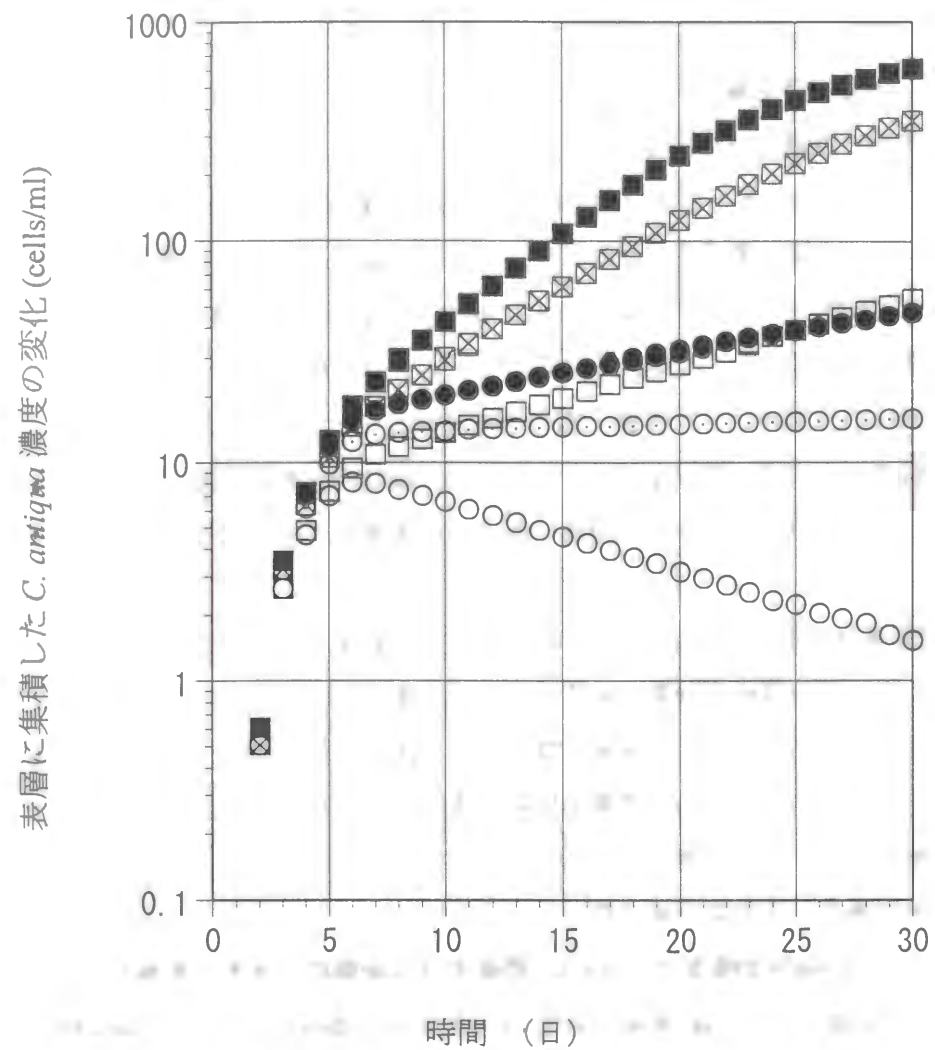


図 3. 5. 1 滞留時間と成層位置が *C. antiqua* 表層集積細胞濃度に与える影響

⊠ (6m, 10days: Case 1); □ (6m, 5days: Case 2); ■ (6m, 20days: Case 3);
 ⊙ (10m, 10days: Case 6); ○ (10m, 5days: Case 7); ● (10m, 20days: Case 8)

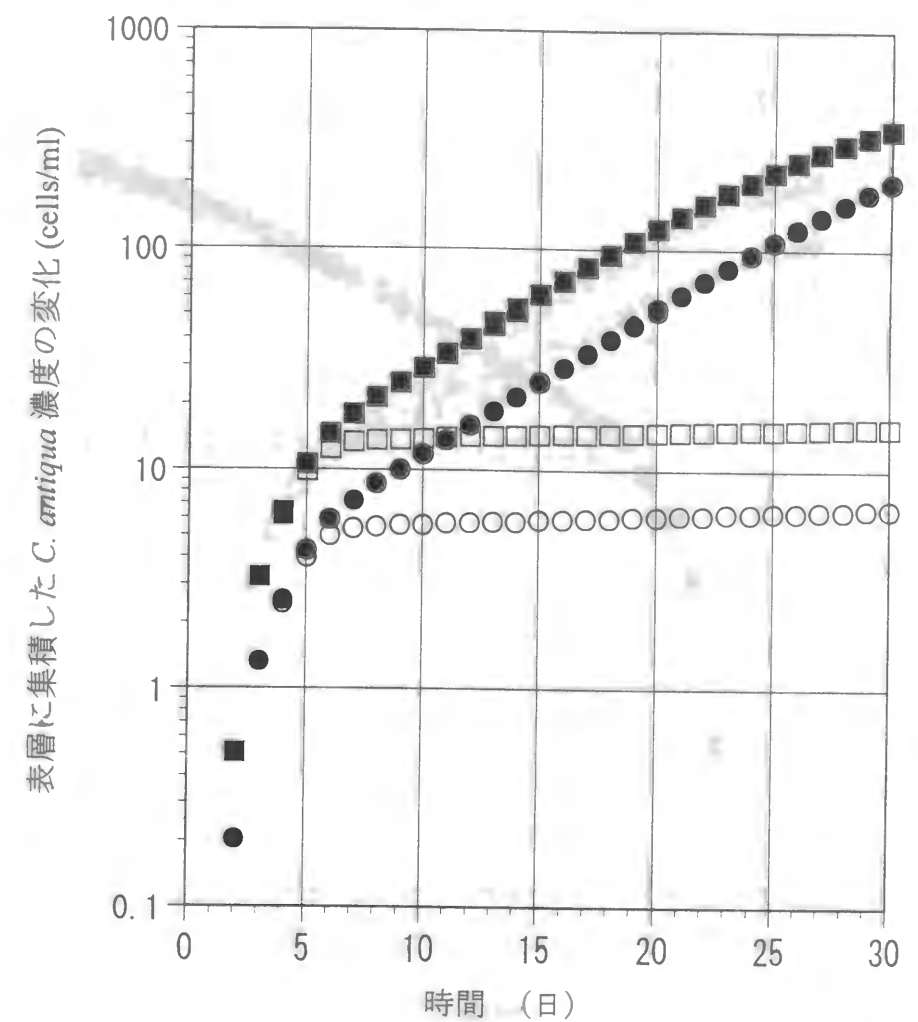


図 3. 5. 2 初期発芽細胞濃度が *C. antiqua* 表層集積細胞濃度に与える影響

■ (6m, 5cells/ml: Case 1); ● (6m, 2cells/ml: Case 4)
 □ (10m, 5cells/ml: Case 6); ○ (10m, 2cells/ml: Case 9)

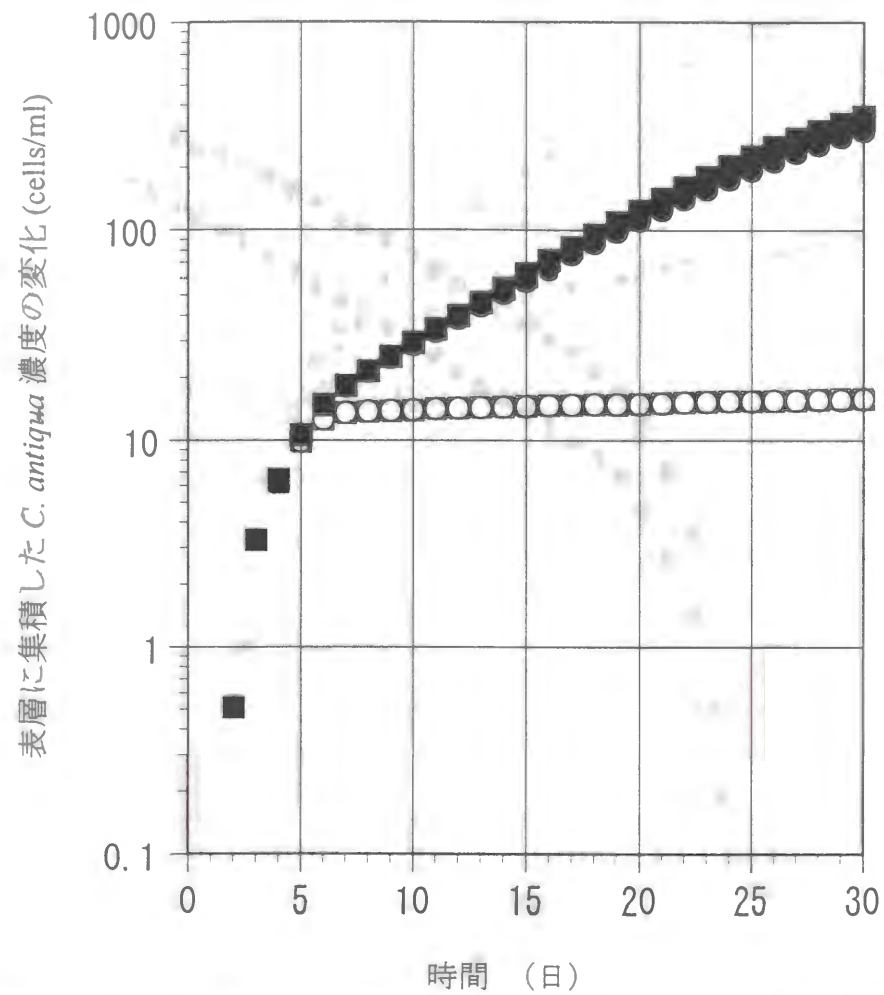


図 3. 5. 3 動物性プランクトンによる捕食が *C. antiqua* 表層集積細胞濃度に与える影響

■ (6m, 捕食無し : Case 1); ● (6m, 捕食有り : Case 5)
□ (10m, 捕食無し : Case 6); ○ (10m, 捕食有り : Case 10)

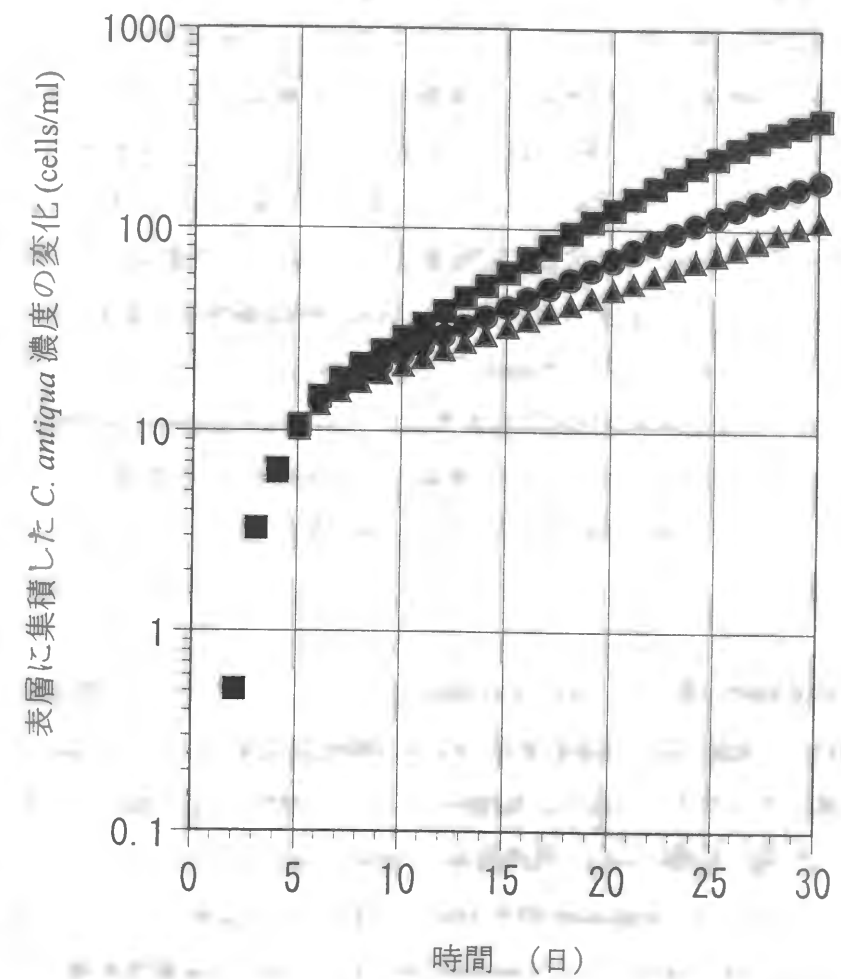


図 3. 5. 4 栄養塩濃度レベルが *C. antiqua* 表層集積細胞濃度に与える影響

■ (現況 : Case 1); ● (20%削減 : Case 11); ▲ (30%削減 : Case 12)

物性プランクトン量 (5 individuals/l) の程度では、捕食による影響は、*C. antiqua* 表層集積細胞濃度にはほとんど出ない結果となった。

(4) 栄養塩レベル

図-3. 5. 4に栄養塩レベルが*C. antiqua*表層集積細胞濃度に与える影響を示す。栄養塩レベルは、*C. antiqua*増殖速度に深く関わっているため、栄養塩レベルを抑制することで、*C. antiqua*細胞数は減少する。栄養塩レベルの抑制は流域等からの栄養塩負荷の削減によって実行可能であり、人為的なコントロールが原理的には可能な要因である。現在の栄養塩レベルに比べて20%及び30%の栄養塩レベルの抑制が実行された場合の影響を6m成層、滞留時間10日で栄養塩レベル以外はBase Runと同一の条件で計算を行った結果、栄養塩削減の効果は大きく、30%の削減が達成できれば、計算30日後の*C. antiqua*表層集積細胞濃度は約100cells/mlとなり、これは顕著な赤潮発生と見なされ始めるレベルである。この条件(ケース12)によって算定された*C. antiqua*表層集積細胞濃度は栄養塩レベル以外は*C. antiqua*増殖に好都合な条件で計算されていることを考慮すると現在の栄養塩レベルの約30%が抑制できれば浅い栄養塩成層が形成されたとしても赤潮の発生抑制の効果が目に見えて出てくると考えられる。

3. 6 考察

3. 5節に示した数値実験結果は、*C. antiqua*赤潮発生のためにはいくつかの環境要因が組み合わされる必要があることを示した。現地観測結果は浅い栄養塩成層の存在が*C. antiqua*に栄養塩摂取の点において優位性を与えていることを暗示している。瀬戸内海において1984年から1988年までの5年間、夏期において現地観測が行われてきたが、5~7mの浅い位置に栄養塩成層が形成されることが*C. antiqua*赤潮発生年の特徴で、非発生年では12~15mに栄養塩成層が形成されるのに対照的であった(Watanabe et al. 1995)。栄養塩成層が*C. antiqua*の日周鉛直移動距離よりも深い位置に存在すれば、栄養塩の制限により急速な増殖は起こらないと考えられる。

滞留時間は重要な要因であるが、現地観測よりこれは10~20日と推定される。このことは*C. antiqua*赤潮発生のための条件のうち一つはこの湾において常に満たされていると考えられる。滞留時間が長くなるということは流動が抑制されるということであり、これは成層を強化する方向に働くためさらに*C. antiqua*赤潮が起こりやすい条件となる。

上に述べた環境要因は*C. antiqua*赤潮を引き起こす推進力となる要因である。しかし、赤潮が起こりやすい状況は1ヶ月程度しか続かないため、初期の発芽細胞濃度も重要な要因である。*C. antiqua*の増殖に適した水温は25℃前後であるがこれは7月下旬から9月にかけての当該海域における水温である。この期間中は台風の到来が多く、このため成層が崩れることが観測さ

れている。成層が崩れれば*C. antiqua*にとって有利な条件でなくなる。以上のことを考慮し数値実験の期間は1ヶ月とした。

*C. antiqua*の出現は底泥における休眠細胞の発芽によって起こる。*C. antiqua*の発芽は水温によって支配されており20~22℃が最適水温である(Imai and Itoh 1987)。しかし20~30mの水深がある現場海域では日射による熱供給では底層水温をここまで上げることは不可能である。底層水温の上昇は高温・高塩分濃度の黒潮の貫入によって引き起こされていると考えられ、これによる水温上昇が*C. antiqua*の発芽を促していると考えられる(Watanabe et al. 1995)。

動物性プランクトンによる捕食は*C. antiqua*の増殖を抑制する。特に動物性プランクトンが大量に存在し*C. antiqua*が比較的低濃度であるときには*C. antiqua*の増殖は非常に抑制される(Uye 1986)。*C. antiqua*の大きさは50~130μmと比較的大きく、日周鉛直移動により捕食から逃れやすい可能性もあり、動物性プランクトンの鉛直分布も考慮したモデルの方がより現実的ではあるが、この海域における動物性プランクトンの鉛直分布に関するデータは無いことから、動物性プランクトンの濃度を変化させることで捕食の影響を評価した。表-3. 5. 1に示した基本的な計算ケース中では、動物性プランクトンの濃度として0か5(individuals/l)の2通りのみを与えて計算したが、この程度の動物性プランクトン量では捕食による影響はほとんど見られなかった。

一連の数値実験を通して*C. antiqua*赤潮発生に与える種々の環境要因の影響について議論してきた。経済的な被害として認識されるハマチ養殖への被害は*C. antiqua*細胞濃度が200cells/mlを越えるレベルで起きる。数値実験結果からは6mの浅い栄養塩成層が形成されている場合湾内の滞留時間が20日程度の水の交換しか無く、シスト発芽が底層1mで5cells/mlに及ぶほどで、なおかつ捕食圧が低ければ約3週間で表層において養殖への被害が出る程に増殖する潜在力があることが示された。

表-3. 5. 1に示した基本的な計算ケース以外に追加して行った計算結果をまとめて、*C. antiqua*赤潮(表層細胞濃度100cells/ml以上)を引き起こすために必要な環境条件を示す概念モデルを作成した。浅い栄養塩成層が必須の条件であることから6mの栄養塩成層の計算ケースを使ってこの概念モデルは作成された(図-3. 6. 1)。環境条件が図の右下の領域(低い捕食圧、長い滞留時間)に相当すると赤潮発生の必要条件が満たされることになる。この条件は初期発芽細胞濃度が高くなればより大きな範囲になる。

この結果は*C. antiqua*赤潮発生が瀬戸内海においてしばしば発生する種々の環境要因の組み合わせによって引き起こされていることを示唆するものである。夏期の瀬戸内海では凧と呼ばれる風が吹かない状態が続くことがある。凧が起これば湾内の水の交換は抑制されると共に成

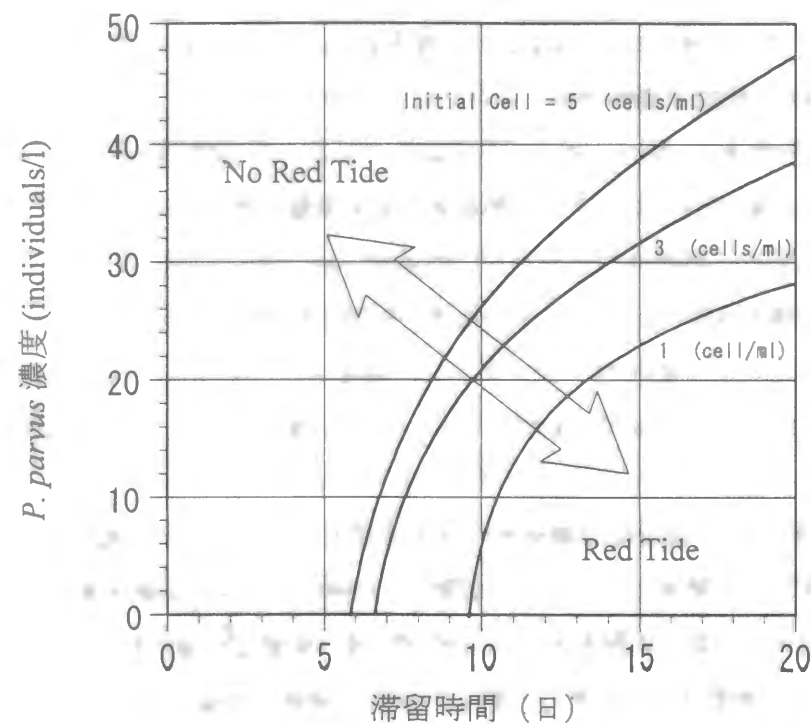


図-3.6.1 *C. antiqua* 赤潮を引き起こすために必要な環境条件の概念モデル

層が強固になる。もし、風の起こる前に高温・高塩分の黒潮の貫入があれば底泥の休眠細胞の発芽と栄養塩成層の形成が引き起こされているであろう。これに加えて動物性プランクトンによる捕食圧が低ければ赤潮発生の可能性が非常に高い状況が出現する。*C. antiqua*赤潮はこの様な瀬戸内海特有の環境と*C. antiqua*の生態特性、さらに人為的营养塩負荷の増大による湾の富栄養化が組み合わされることで当該海域において発生しているということがモデル計算結果から理解することが出来た。

3.7 まとめ

第3章においては、第2章において開発した*C. antiqua*生態モデルを発展させ、現場海域を対象にして、*C. antiqua*赤潮発生の必要条件の定量的評価が可能な様にし、*C. antiqua*の増殖に影響を与えると考えられる初期細胞濃度、海水の交換率、成層位置、栄養塩レベル、及び動物性プランクトンによる捕食についての条件を変えて数値実験を行い、*C. antiqua*赤潮発生の必要条件の定量的評価を試みた。

まず、現場海域を対象にするためにモデルとして変更した点は、日周鉛直移動に関するモデル化である。これについては、メゾコズムを用いた実験において観測された*C. antiqua*の日周鉛直移動のパターンを基にモデル化を行った。観測結果と計算との比較から、*C. antiqua*は水深7.5m以深には遊泳しないことが示唆されたため、モデルにおいてこの水深に相当する計算格子より深くへは*C. antiqua*は自発的に遊泳しないという条件を新たに与えることとした。栄養塩成層の形成水深等の環境要因が異なる場合においても、この条件が常に妥当なものかについての更なる検討が必要ではあるが、この条件は、現時点における最も信頼できる観測結果に基づいたものであり、一般化が可能な条件として採用した。

上記の数値実験結果から、*C. antiqua*赤潮発生の必要条件として定量的には、浅い栄養塩成層(6m)が形成され、動物性プランクトン*P. parvus*が30(individuals/l)以下、長い滞留時間(10日以上)という条件が1ヶ月以上続いた場合、初期発芽細胞濃度が底層の1mで1(cells/ml)のレベルでも潜在的に赤潮発生に至ることが示された。また、初期発芽細胞濃度が高ければ上記の条件はさらに緩やかなものになることが示された(図-3.6.1)。

ただし、本モデルは、他の植物性プランクトンとの間での競合や遷移については考慮していないためあくまでも*C. antiqua*赤潮のポテンシャルについて評価したものである。このためこの計算によって赤潮発生の必要条件を満たすと判定された状況が再現されたとしても必ず赤潮が起こるという訳ではない。本モデルはあくまでも各種環境条件の相対的な影響度を定量的に評価するものであり、赤潮発生の必要条件について評価する手段として有効なものであると位置づけられる。

参考文献

- Amano, K., M. Watanabe, K. Kohata, and S. Harada. 1997. Conditions necessary for *Chattonella antiqua* red tide outbreaks, *Limnol. Oceanogr.*, (in press).
- Blasco, D. 1978. Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California coast. *Marine Biol.* 46, pp41-47.
- Frempong, E. 1984. A seasonal sequence of diel distribution patterns for the planktonic dinoflagellate *Ceratium hirundinella* in a eutrophic lake. *Freshwater Biol.* 14, pp401-421.
- Heaney S. I., and T. I. Furnass. 1980. Laboratory models of diel vertical migration in the dinoflagellate *Ceratium Hirundinella*. *Freshwater Biol.* 10, pp163-170.
- Heaney S. I. And Talling J. F. 1980. Dynamic aspects of dinoflagellate distribution patterns in a small productive lake. *J. of Ecol.* 68, pp75-94.
- Heaney S. I., and R. W. Eppley. 1981. Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankton Res.* 3, pp331-344.
- Imai, I., K. Itoh, and M. Anraku. 1984a. Extinction dilution method for enumeration of dormant cells of red tide organisms in marine sediments. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 31, pp123-124.
- Imai, I., K. Itoh, and M. Anraku. 1984b. Distribution of dormant cells of *Chattonella* in Harima-Nada, Eastern Seto Inland Sea, and temperature characteristics of germination. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 31, pp35-42.
- Imai, I. and K. Itoh. 1987. Annual life cycle of *Chattonella* spp., causative flagellates of noxious red tides in the Inland Sea of Japan. *Mar. Biol.* 94, pp287-292.
- James, W. F., W. D. Taylor and J. W. Barko. 1992. Production and vertical migration of *Ceratium hirundinella* in relation to phosphorus availability in Eau Galle Reservoir, Wisconsin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, pp694-700.
- Kamykowski, D. 1981. Laboratory experiments on the diurnal vertical migration of marine dinoflagellates through temperature gradients. *Mar. Biol.* 62, pp57-64.
- Sommer U. and Z. M. Gliwicz. 1986. Long range vertical migration of *Volvox* in tropical lake Cahora Bassa (Mozambique). *Limnol. Oceanogr.* 31, pp650-653.
- Uye, S. 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan.* 38, pp149-158.
- Uye, S. 1986. Impact of copepod grazing on the red-tide flagellate *Chattonella antiqua*. *Mar. Biol.* 92, pp35-43.
- Watanabe, M., K. Kohata, T. Kimura, T. Takamatsu, S. Yamaguchi and T. Ioriya 1995. Genera-

tion of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm, *Limnol. Oceanogr.*, 40, pp1447-1460

第4章 種間競合及び種組成遷移に関するモデル化

4. 1 はじめに

3章までに作成してきた*C. antiqua*の生態モデルは、*C. antiqua*赤潮発生のポテンシャルを定量的に評価することを目的とし、日周鉛直移動を含む*C. antiqua*の生態特性を適切にモデル化することで、*C. antiqua*赤潮発生のために必要な環境条件・制御因子の定量的評価を可能にした。しかし、このモデルによって行われる評価は、あくまでも赤潮発生のポテンシャルの評価にとどまっていた。浅い栄養塩成層という海洋環境が、*C. antiqua*赤潮発生の必要条件であることが、現地観測結果や3章までに作成したモデルから理解されてきたが、植物性プランクトンとして*C. antiqua*のみを考慮したモデルでは、例えば全水柱の栄養塩濃度が高い条件を設定しても同じように赤潮発生のレベルにまで*C. antiqua*の増殖は進むことになる。ところが現実には、全水柱の栄養塩濃度が高い条件では、増殖率が他の植物性プランクトンに比べて特に高いわけではない。*C. antiqua*が優占種になる可能性は低い。

3章で取り扱った環境条件は全て*C. antiqua*赤潮発生時に見られる安定した栄養塩成層が形成された後の状況を考慮していたので、鉛直移動を行わないプランクトンは表層における栄養塩の欠如によって増殖が抑制される。このため他のプランクトンの存在を考慮せずに*C. antiqua*のみを考慮したモデルで*C. antiqua*赤潮発生の必要条件について評価することが可能であった。しかし安定した栄養塩成層が形成されていても赤潮の発生に至るには2～3週間かかることがモデル計算からも示されており、必ずしも実際の内湾において、夏期にこれだけの期間中安定した成層が保持され続ける訳ではないことを考えると、成層が崩れる様な混合が起こった場合には鉛直移動を行わない他の植物性プランクトンとの栄養塩に対する種間競合をも考慮しなければ*C. antiqua*の増殖を適切に評価し得ないと考えられる。

このため、本章では*C. antiqua*以外に代表的なプランクトン種である珪藻類及び渦鞭毛藻類を含んだ3種類のプランクトン種を考慮したモデルを作成し、成層の安定性等の環境条件が如何に優占種の決定に寄与しているかについて考察する。本章においては、まず植物性プランクトン種の遷移について簡潔に述べた後、国立環境研究所において開発された海域に存在する自然生態系をそのまま捕獲する隔離水塊（メソコズム）を用いて行われた現場実験について植物性プランクトン種の遷移の観点から考察を加えると共に、3種類のプランクトン種を考慮したモデルをこの実験結果に適用し、種間競合及び種組成遷移についてモデルによる再現が可能かを検証する。さらに栄養塩成層と表層の混合条件を変えた場合、異なるプランクトン種の増殖にどのような影響を与えるかについて数値実験を行う。

4. 2 植物性プランクトンの種組成遷移

植物性プランクトンの種組成、優占種、相対的な生物量の多寡はたえず変化しており、この連続的变化を遷移と呼んでいる (Smayda 1980)。近年、植物性プランクトン群の生態や、より高次の trophic レベルの生物に対する種組成遷移の重要性が認識されてきている。植物性プランクトンの種組成変化は次に述べる 2 つの別々の機構、或いは両方が合わさって引き起こされる現象である。すなわち、①ある水塊の中でプランクトン種が変化する遷移、及び②ある場所における水塊そのものの流動にともなう変化により結果的にプランクトン種が変化する現象である。内湾における植物性プランクトンの種組成変化について考慮する場合、これら 2 つは必ずしも明瞭に区別することはできないため、ここではこれら 2 つの機構によって引き起こされる種組成変化を遷移と呼び、以下の議論を進めることとする。

Smayda (1980) によれば植物性プランクトンの種組成遷移に影響する要因は次の 3 つの範疇に区分される。すなわちプランクトン自身は影響力を及ぼし得ない要因 (allogenic)、かなりの程度までプランクトン自身或いは他の trophic レベルによって規制される要因 (autogenic)、さらに 3 つ目の要因として流動による水塊の入れ替えのような変化である。Allogenic な要因としては①塩分濃度②水温③光④乱流 (混合) ⑤人為的栄養塩負荷が挙げられ、Autogenic な要因としては①ライフサイクル②栄養塩③水質④生態に影響する化学物質⑤捕食が挙げられる。この 10 個の要因とどちらの範疇にも分類することが出来ないプランクトンの沈降速度と流動による水の交換を含めた 12 の要因が植物性プランクトンの種組成遷移に重要な役割を果たしていると考えられている。これらの要因は、一つ一つが個別に影響すると言うよりは複合的に種組成遷移を促していると考えられる。

植物性プランクトンの種組成遷移に影響を与える因子について述べてきたが、次に、実際の海洋環境において種組成遷移の一般的な方向性があるのかどうかについて述べる。この問題に関して先駆的研究を行ってきている Margalef (1958, 1967) は、種組成遷移のサイクルは以下に示す 4 つのステージからなるとしている。

第 1 のステージでは、十分混合した栄養塩濃度の高い環境が生起し、*Skeletonema costatum* 等の細胞の小さな珪藻類が優占種となる。ここで優占種となるものは細胞の表面積と体積の比が高く潜在的な比増殖速度も高い種である。

第 2 のステージでは、細胞の大きい珪藻類と渦鞭毛藻類からなる、より種の混在した種組成となる。また、潜在的な比増殖速度が低い種が優占となる。第 3 のステージは第 2 のステージの続きで湧昇流が存在する場所の近傍でやはり細胞の大きい珪藻類や渦鞭毛藻類及び円石藻類が増加する場合もある。

第 4 のステージは、栄養塩濃度が低下した時点で起こる。水柱は成層化し珪藻類は急速に沈

降してしまう。第 2 のステージで現れた鉛直移動可能な種が優位になるが、これらの種は前のステージのものに比べて細胞の表面積と体積の比がかなり低い。また、潜在的な比増殖速度は低く、窒素固定を行う藍藻類や渦鞭毛藻類が優位種となる。生物量は 10 cells/ml 以下の場合が多いが、数週間にわたって成層が堅持されると赤潮の発生により第 4 のステージが終了する。鉛直移動可能な種の赤潮が起こった後は、栄養塩の再賦課によって第 1 のステージに戻り新しい種組成遷移のサイクルを繰り返す。

以上をまとめると小さな細胞を持ち、高い表面積/体積比の種からより大きく低い表面積/体積比の種に遷移し、さらに鉛直移動可能な鞭毛藻類に遷移するというものである。ここで述べた遷移では鉛直混合に始まり成層化へと推移する環境において栄養塩レベルも低下していくという形態をとっている。

植物性プランクトンの種組成遷移が以上に述べたように一般的な方向性を持つものかについては確定的ではないものの、次節において記述するメゾコズム実験が行われた瀬戸内海家島海域において *C. antiqua* 赤潮発生に至るまでの種組成遷移について検討する上で非常に参考になる。

4. 3 家島沖海洋メゾコズムフィールド実験

前節において、植物性プランクトンの種組成遷移の 4 つのステージについて述べてきたが、この様な種組成遷移現象は、異なる生態特性を持つ植物性プランクトン種と海域環境の変化との相互作用により生起する。通常、内湾において優占種となる植物性プランクトンは、時空間的に変化し、常に単一種が優占種であり続けることは少ない。本研究において赤潮原因種として研究対象とした *C. antiqua* についても、常に変化する海域環境の中で、特徴的な環境変化に応じて優占種となり赤潮を形成するという過程をとっていると考えられる。第 3 章までにおいて *C. antiqua* が赤潮を形成するための必要条件についての検討を行ってきたが、本節では常に変化する海域環境の中で *C. antiqua* がどのような過程を経て赤潮に至るまでに増殖しているかについてを再現したメゾコズム実験について引用し (国立環境研究所 1992)、この実験において示された種組成遷移現象をモデルにより再現するために必要な事項の抽出を行う。メゾコズム実験は、国立環境研究所によって *C. antiqua* 赤潮の発生現場である瀬戸内海家島海域において 1989 年 7 月 21 日～8 月 14 日まで行われた。

4. 3. 1 実験方法

(a) メゾコズムの概要

海洋メゾコズムは自然の海洋生態系をそのまま捕獲し、潮流の影響を受けず系内の物質が保存されている。従って系内の変化はすべて生物、化学過程及び沈降過程により説明できる系と

なっている。しかし、海域を隔離することにより乱流が抑制され、遊泳能力を持たない珪藻類の沈降が著しく、長期間貧栄養海域の生態系を維持することは困難であった。これらの点を改良したものとして図-4. 3. 1に示すようなメゾコズムが国立環境研究所により開発された。

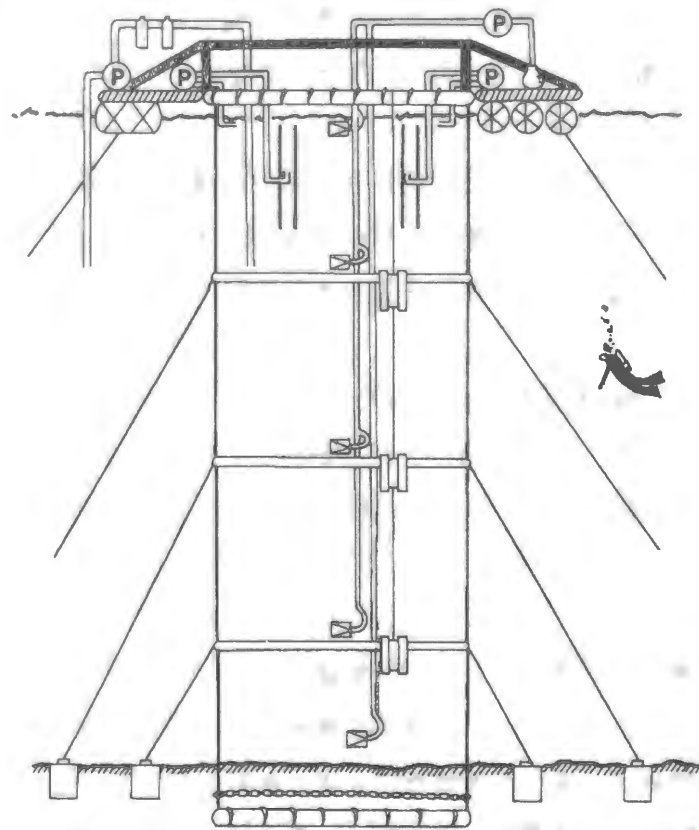


図-4. 3. 1 国立環境研究所メゾコズムの概略図

大きさは、直径5 m、深さ1.8 mで、家島海域の設置場所が水深1.8 mなので、海面から海底まで底層も含めてすべて隔離する構造になっている。シートはポリエステル製の格子で強化したエチレンビニルアセテート（EVA）で作られ、可塑材を用いないため生物増殖阻害をもたらす物質の表面からの溶出はない。海底にダイバーにより底部を深さ1 m埋め込み、おもりにより完全に固定された。その後、自然の海洋生態系が元に戻るのを待つてシート部を静かに引き上げ、海洋生態系を隔離している。メゾコズムの上部はアンカーで固定されている浮桟橋につなが止められている。海洋生態系を隔離後、遊泳能力を持たない珪藻類の沈降を防止し長期間隔離生態系を維持するために、鉛直循環流発生装置（図-4. 3. 2）が直ちに設置されている。これは水深約0.2 mにてポンプ揚水（約80 m³/d）した海水を、鉛直につり下げた2本の円筒（長さ2.7 m、内径21 cm、水深0.3 mからつり下げ）内に上向きに設置したノズル（内径2.5 cm）よりジェット噴射し、鉛直循環流を形成するものである（図-4.

3. 2）。この上ガジェット噴流は円筒内の海水を連行するため、水深3 mより下の海水が円筒内に引き込まれ、ゆっくりと湧昇すると共に、メゾコズムの中央と側壁に沿って下降流が形成される。これにより表層0～5 mぐらいの間に非常にゆっくりとした鉛直循環流が形成された。これにより貧栄養海域においても一部大型珪藻を除いて大部分の珪藻を中心とした藻類を浮上・維持することが可能となっている。

また、実験中はメゾコズム外5 m層の海水をポンプ揚水し、ミリポアフィルター（CJ：5 μm，CN25：2.5 μmポアサイズ）を通してメゾコズム内表層0.5 mのところに流入させている。流入量はサンプル採水量を補償する程度の量（約2 m³/d）としている。

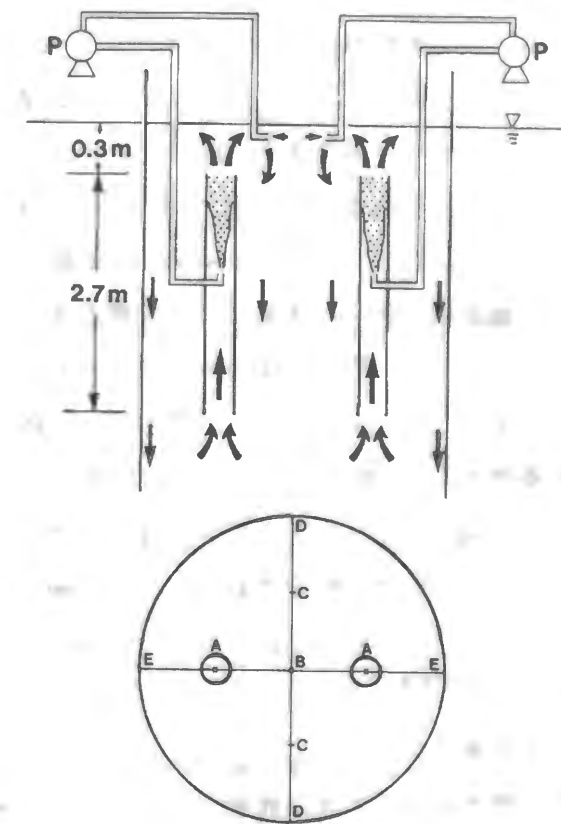


図-4. 3. 2 鉛直循環流発生装置の概略図

(b) 人為的富栄養化実験

1987年夏、瀬戸内海家島海域での*C. antiqua*赤潮発生の際、7月20日には窒素・リンともに表層から底層まで全層にわたって存在していたが、成層の発達とともに表層0～5 mでは急速に枯渇した。この様な栄養塩分布を再現させるため1989年7月21日の生態系隔離後直ちに窒素（NaNO₃；250.2 g）、リン（NaH₂PO₄；30.6 g）が0～1.8 mの全層にわたって添加され人為的富栄養化実験が開始された。この栄養塩添加は鉛直に混合し

たすると $\text{PO}_4\text{-P}$ で約 $0.5 \mu\text{M}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ で約 $7.5 \mu\text{M}$ に相当する濃度である。実験期間中浅い栄養塩安定成層を形成するため、水深 $6 \sim 18 \text{ m}$ に人為的に栄養塩が（上記同量）2度添加された（1989年7月28日、8月10日）。8月8日には底層から表層への栄養塩巻き上げを防止するため鉛直循環装置が停止された。

（c）観測方法

水温、塩分、溶存酸素、pHの測定は毎日朝10時頃に行われた。多項目水質測定装置（Hydrolab社製Surveyor II）を使用し、各項目を水深0, 1, 2, 5, 7.5, 10, 12.5, 15mと底より1～2 m上にて測定された。

栄養塩、生物量等測定用の試水は、メゾコズム内中央の水深0, 5, 10, 15m及び海底より1～2 m上の各層に設置されたテフロン製採水口からシリコンチューブを通してアスピレータで吸引し、5 lのガラス瓶に採水された。さらにミリポアフィルター通過後のメゾコズム流入水も分析のため採水された。採水した海水の一部は直ちにWhatman GF/Cフィルターにてろ過され、ろ紙は後日研究所にて解凍・分析に供されるまで -20°C で冷凍保存された。栄養塩（ $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_2\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, TP, DTP, PTP, $\text{SiO}_3\text{-Si}$ ）の分析はTechnicon社製オートアナライザーを使用した通常の方法で行われた。栄養塩類の試水は多層にて毎日採水された。植物プランクトン種組成カウント用サンプルは、採水した海水5 lに中性ホルマリンを40 ml入れ2日間放置後上澄み4 lをサイホンで静かに捨てられた。その残り1 lは1 lポリビンに移され、さらにグルタルアルデヒド5 mlを加え冷暗所に保存された。動物プランクトン計数用サンプルは、海水20 lを動物プランクトンネット（ $100 \mu\text{m}$ メッシュサイズ）でろ過し、ネットを海水で2度洗浄後、内容物は250 mlポリビンに移された。さらに中性ホルマリン8 mlにて固定後、冷暗所に保存された。

4. 3. 2 実験結果

（a）水温、塩分、溶存酸素

7月21日の隔離生態系実験開始時の水温は表層で 24.5°C 、底層で 21.5°C であった（図-4. 3. 3）。特に底層の水温はこの時 *C. antiqua* のシスト発芽にとって好適な水温（ 22°C ）となっていた。実験開始時の塩分濃度は表層で 31.5‰ 、底層で 32.3‰ であり塩分による成層が存在していた（図-4. 3. 3）。表層水温は実験期間中 $24.5 \sim 27.5^\circ\text{C}$ と植物プランクトンの増殖に好適水温であった。台風が本土に接近し、7月27～29日は強風となり、その後も8月1日頃までときどき強風が吹いた。このため7月30日～8月1日までは成層が破壊され、鉛直混合が進行したことが水温、塩分の鉛直分布から分かる。8月1日以降も風と鉛直循環流装置の影響で鉛直混合がある程度存在していた。8月8日に鉛直混合装置停止後は安定した成層が発達し、特に水温による成層が顕著に発達し表層で 27°C 、底層で

24°C となった。

水温・塩分に見られる鉛直混合や安定成層の発達に連動して溶存酸素の鉛直分布も追従して発達している（図-4. 3. 3）。

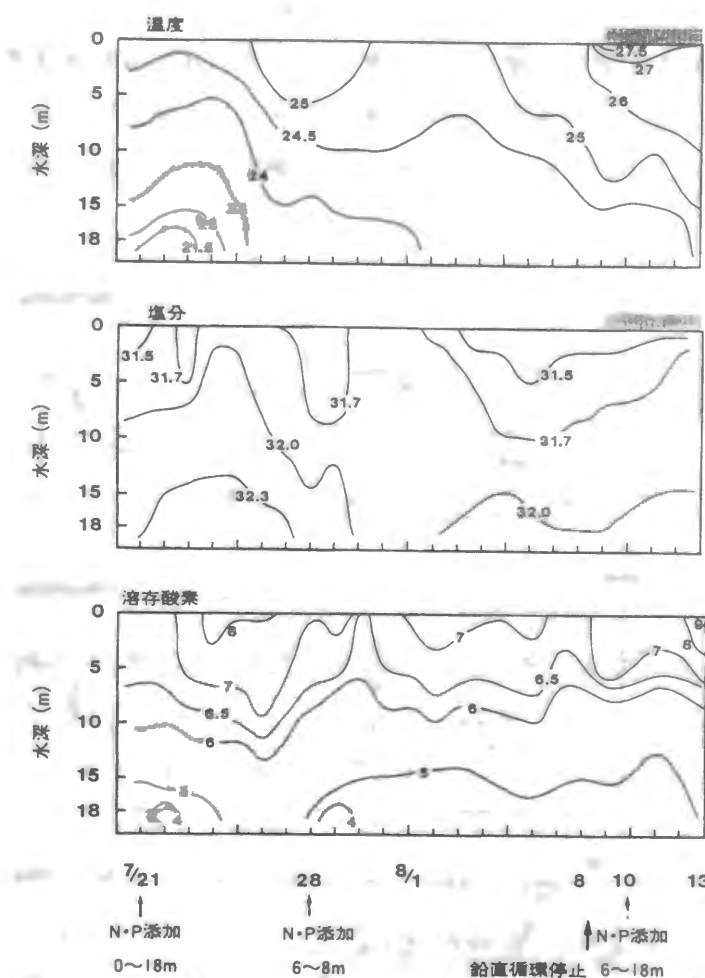


図-4. 3. 3 メゾコズム内の水温、塩分、溶存酸素濃度の鉛直分布の経時変化
(Watanabe et al. 1995より)

（b）栄養塩

7月21日の海洋生態系隔離後、直ちに窒素・リンを0～18 mの全層にわたって添加した。この結果 $\text{PO}_4\text{-P}$ で $0.5 \sim 0.7 \mu\text{M}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ で $8 \sim 11 \mu\text{M}$ の値が全層にわたって観測された（図-4. 3. 4）。この結果珪藻と炎色鞭毛藻が水深10 m以浅の有光層で急速に増加した。このため特に水深6 mのところに強い栄養塩成層が形成され、7月24日以降は水深6 m以浅では $\text{PO}_4\text{-P}$ は約 $0.1 \mu\text{M}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ は $1 \mu\text{M}$ 以下となってしまった。海洋メゾコズム内は有限の容量であるため、水深5 m以深においても栄養塩は摂取され、安定した栄養塩成層を長期間維持することが

困難である。このため7月28日及び8月10日に窒素・リンを同量、水深6～18 mにのみ添加し、安定した栄養塩成層を強制的に形成させた。台風の本土接近により7月27日～8月1日の間強風が吹き、成層が破壊され6 m以深の栄養塩が巻き上げられた。特に7月31日には表層に $\text{PO}_4\text{-P}$ で $0.2\sim0.3\ \mu\text{M}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ で $1\sim2\ \mu\text{M}$ の濃度が巻き上げにより出現した。しかし、8月1日以降は安定した栄養塩成層が形成された。8月8日には鉛直循環流装置が停止され、完全ななぎ状態となった。この結果水深5～6 mを境として安定な栄養塩成層が形成され、表層においては $\text{PO}_4\text{-P}$ で $0.1\ \mu\text{M}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ で $1\ \mu\text{M}$ 以下の濃度となり、6 m以深の下層では $\text{PO}_4\text{-P}$ で $0.5\sim0.8\ \mu\text{M}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ で $4\sim9\ \mu\text{M}$ となった。

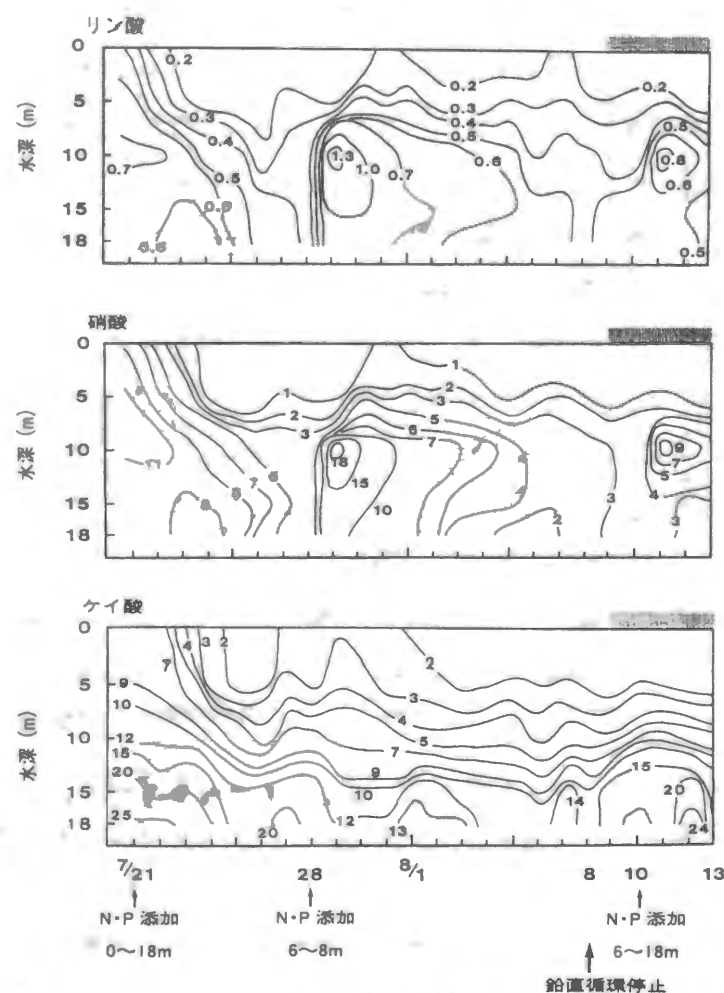


図-4.3.4 メゾコズム内の $\text{PO}_4\text{-P}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{SiO}_3\text{-Si}$ 鉛直分布の経時変化

(Watanabe et al. 1995より)

$\text{SiO}_3\text{-Si}$ は7月21日の実験開始時表層では $9\ \mu\text{M}$ 、底層では $25\ \mu\text{M}$ であった(図-4.3.4)。窒素・リン添加に伴う珪藻の増加・摂取により5～6 mより浅の表層の $\text{SiO}_3\text{-Si}$ は瞬く

間に減少し、8月1日以降は表層では $0.3\sim0.7\ \mu\text{M}$ 、5～10 m層においても $2\sim5\ \mu\text{M}$ と少なく、10 m以深においてのみ $15\ \mu\text{M}$ と多量に存在していた。このようなSiの安定成層は8月1日以降実験終了時まで維持された。

(c) 藻類種遷移と*Chattonella*赤潮発生

7月21日の生態系隔離後全層にわたる栄養塩添加により珪藻と炎色鞭毛藻(渦鞭毛藻)の増加が顕著に見られた(図-4.3.5)。珪藻では*Chaetoceros*、*Dactyliosolen*、*Rhizosolenia*、*Thalassiosira*が主要な種であり、炎色鞭毛藻では*Prorocentrum*、*Protoperidinium*、*Scrippsiella*が主要種であった。このほか黄金色鞭毛藻では*Distephanus*、*Ebria*が主要な種であった。これら藻類中の炭素量を藻類種の数・体積の測定値よりStrathmann(1967)によりまとめられた実験則に従い次式で求めた。

$$\text{珪藻} \quad \text{Log } C = -0.422 + 0.758 \text{ Log } V$$

$$\text{その他} \quad \text{Log } C = -0.460 + 0.866 \text{ Log } V$$

ここで C =炭素量(pg/cell)、 V =藻類種体積(μm^3)

この式を用いて珪藻Centrales, Pennales, 炎色鞭毛藻、*Chattonella*及びその他の藻類の生物量を、炭素量として解析が行われた(Watanabe et al. 1995)。初期栄養塩添加により珪藻と炎色鞭毛藻の増殖が見られた(図-4.3.5)。この結果、表層での窒素・リン・ケイ素は摂取され急激に減少し、水深5～6 mを境として窒素・リン・ケイ素の安定成層が形成された(図-4.3.4)。このため表層では窒素・リン欠乏のみならずケイ素欠乏のため珪藻類CentralesとPennalesともに7月27日以降はほとんど増殖できなかったと思われる(図-4.3.5)。台風が本土に接近した7月30日～8月1日にかけての鉛直混合により水深5 m以深の栄養塩やケイ素が表層に巻き上げられた(図-4.3.4)。この結果7月31日以降珪藻類Pennales(*Amphiprora*, *Diatoma*, *Nitzschia*)が主に増殖し炭素量としては $5\text{ng}\cdot\text{C}/\text{ml}$ 程度となった。ケイ素は表層ではゼロとなっていたため珪藻類Pennalesが8月1日以降大きく増殖することができなかったと思われる(図-4.3.5)。これに対して8月2日以降炎色鞭毛藻(*Prorocentrum*, *Protoperidinium*, *Scrippsiella*)が急激に増加してきた(図-4.3.5)。しかし鉛直循環装置を停止した8月8日をピークとして8月10日には炎色鞭毛藻はほとんど検出することができなかった。この短期間の急激な減少は、かい脚類*Microsetella norvegica*及び*Harpacticoida*の8月8日以降の急激な増加が見られることより捕食によるものと推測されている。おそらく昼間表層に鉛直移動により集積した炎色鞭毛藻が*Microsetella*、*Harpacticoida*により集中的な捕食を受けたものと思われる。

8月7日までは*C. antiqua*は出現していなかったが、鉛直循環装置を停止した8月8日午前9時

に5 m層で2 cells/m/出現した。8月9日午前9時表層で8 cells/m/、8月10日午前9時表層で21 cells/m/と増加し、8月11日15時には表層で157 cells/m/と赤潮状態となった(図-3.1.1)。*C. antiqua*は体長50~100 μ mと炎色鞭毛藻類に比較して大きく、*Microsetella*、*Harpacticoida*に捕食されにくいサイズであるとともに、日周鉛直移動により捕食から逃れることが可能であったと推測される。

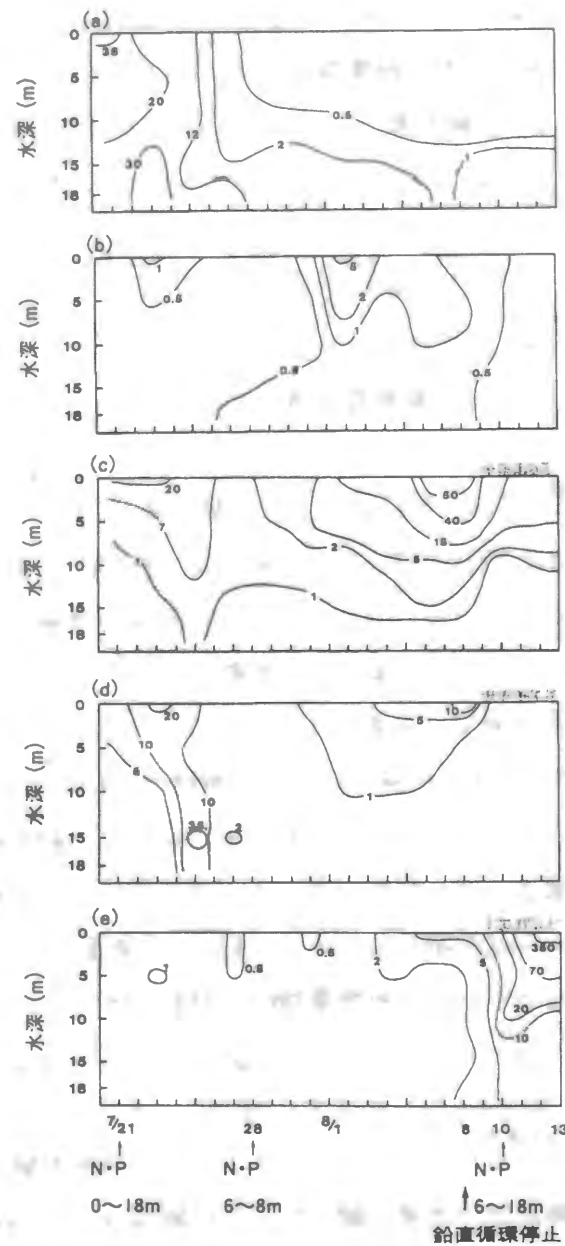


図-4.3. 5炭素量で表現した藻類現存量鉛直分布の経時変化 (Watanabe et al. 1995より)

(a)珪藻円心目(b)珪藻羽状目(c)炎色鞭毛藻(d)その他(e)Chattonella (単位=ng・C/ml)

4. 4 種間競合及び種組成遷移のモデル

4. 4. 1 モデル構造

3章までで作成してきた鉛直一次元の*Chattonella antiqua*の生態モデルに競合する植物性プランクトン種として新たに珪藻類と渦鞭毛藻類を変数として追加し、このモデルをメゾコズム実験結果を利用して検証した(天野、渡辺 1997a)。基本的なモデル構造は3章で記述したモデルを踏襲しており、珪藻類及び渦鞭毛藻類の増殖に関するモデル化においては、*C. antiqua*同様、2.3節において記述したquota modelを採用した。図-4.4.1に競合する3種類のプランクトンの増殖モデルの概念図を示す。珪藻類については珪酸塩も増殖を制限しうするため、細胞内珪酸塩含量についても考慮し比増殖速度を計算するモデルとした。渦鞭毛藻類については、*C. antiqua*同様に日周鉛直移動することが知られている。その移動範囲はメゾコズム実験では観測されていないが、10 m程度の範囲を移動する(Cullen 1985)ことが指摘されており、*C. antiqua*の移動距離である7.5 mとほぼ同じと考えられるのでここでは*C. antiqua*同様の日周鉛直移動を行うとした。珪藻類については代表的な細胞の直径として30 μ mを与えて沈降速度の計算を行った。沈降速度の計算は通常Stokesの法則に従い次式で表される。

$$v_a = \frac{2gr^2(\rho' - \rho)}{9 \cdot \nu \cdot \phi_r}$$

ここで、 g : 重力加速度、 r : 粒子半径、 ρ' : 粒子密度、 ρ : 海水の密度、 ν : 粘性係数
 ϕ_r : 形状抵抗係数

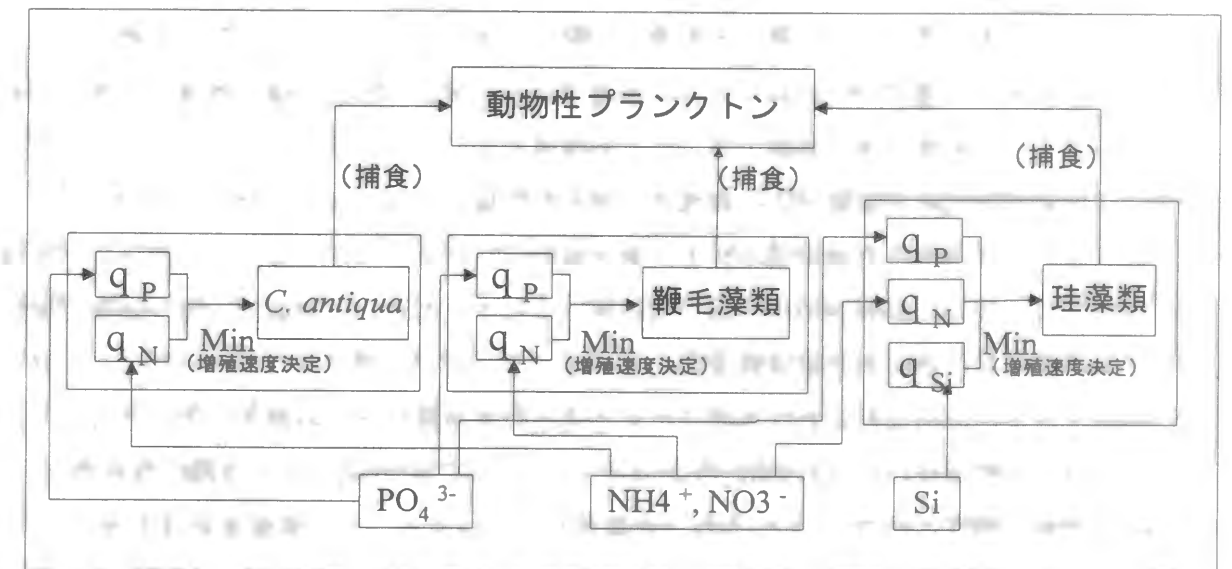


図-4.4.1 競合する3種類のプランクトンの増殖モデルの概念図

表-4. 4. 1 プランクトン種毎の増殖及び栄養塩摂取パラメーター一覧表

	P				N				S i			
	q_0	K_s	V_{max}	μ_{max}	q_0	K_s	V_{max}	μ_{max}	q_0	K_s	V_{max}	μ_{max}
	(pmol/cell)	(μM)	(pmol/cell·h)	(1/d)	(pmol/cell)	(μM)	(pmol/cell·h)	(1/d)	(pmol/cell)	(μM)	(pmol/cell·h)	(1/d)
珪藻類	0.002	0.1	0.003	1.752	0.04	1.5	0.02	1.752	2.0	7.0	0.07	1.2
<i>C. antiqua</i>	0.62	1.76	0.14	0.93	7.8	2.81	0.91	0.78	(NO ₃)			
						2.19	2.02		(NH ₄)			
鞭毛藻類	0.01	3.0	0.01	0.78	0.2	5.0	0.05	0.78				

*C. antiqua*以外のプランクトン種については増殖及び栄養塩摂取に関するパラメータ値を決定する必要がある。これらパラメータ値はLehman et al. (1975) により整理された値を初期値とし、前節で述べたメゾコズム実験結果を使用してモデルの同定を行った。表-4. 4. 1に同定されたパラメータの一覧を示す。

4. 4. 2 メゾコズム実験データを用いたモデル検証

植物性プランクトンの種間競合と種組成遷移を再現するモデルを前節においてまとめたメゾコズム実験データを用いて検証する。検証は実験が行われた期間全体を通じて行った。表層における混合、栄養塩の添加による栄養塩成層、動物性プランクトンによる捕食等の要因が種組成遷移に与える影響についての定性的な検討は実験結果より推察されたが、モデルによる実験データの解析を行うことでさらに種組成遷移の原因となった要因の明確化が可能になる。

計算において各プランクトン種の生物量の初期値は4. 3. 2 (c)において述べたStrathmannの式(1967)に基づいて計算したものを適用すると共に、水温、塩分濃度、照度及び動物性プランクトンの鉛直分布は実験で得られた実測値を用いた。

また、鉛直循環流発生装置による循環流は吸入口位置(水深3 m)に相当するコントロールボリュームから循環相当水量を引き抜き、最表層のコントロールボリュームに流入させる様にモデル化した。さらに実験期間中、風の強弱等によって左右された表層水の混合強度の変化については表層における鉛直分散係数を変化させることでモデル化を行った。さらに、7月28日、8月10日の2回に行われた水深6~18 mへの窒素及びリンの添加については、どの水深にどれほどの窒素及びリンが添加されたかについては不明であるため、計算においては、両日共に添加後に測定されたNO₃-N及びPO₄-Pの濃度分布を与えることで栄養塩添加を表した。

図-4. 4. 2にリン酸塩、硝酸塩、珪酸塩濃度の鉛直分布の変化についての計算結果を示す。実験開始より第2回目の栄養塩添付(7月28日)までにリン酸については、優占種であ

った珪藻類による摂取により表層における濃度が急激に低下する様子を良好に再現している。ただし、硝酸塩については摂取速度を過小評価していたと思われ、観測値(図-4. 4. 3(図-4. 3. 4再掲))に見られるような急激な低下は見られなかった。珪酸塩については実験初期に優占種であった珪藻類による摂取で表層での濃度が急激に低下する様子を良く再現している。8月に入ると安定した栄養塩成層が形成されたが、特に珪酸塩については、ほとんどの珪藻が沈降し摂取が行われなかったことから(図-4. 4. 4)、実験終了までほとんど変化しない計算結果となった。これは、観測値(図-4. 4. 3)に見られる変化特性そのものである。

図-4. 4. 4は藻類種毎に計算された炭素量として表した藻類種毎の生物量の鉛直分布の経時変化を示している。観測値の表示では珪藻類についてCentralesとPennalesに分類しているが(図-4. 4. 5)、計算では簡単のために一つにまとめている。珪藻類は、渦鞭毛藻類や*C. antiqua*と異なり遊泳能力がなく、従って表層における混合が抑制されると沈降してしまうため増殖速度が低下すると表層における存在量は急激に低下する。計算結果を見ると、珪藻類は、計算開始から7月25日までは渦鞭毛藻と共に優占種であったが、それ以降は、表層における珪酸塩の消滅(図-4. 4. 2、4. 4. 3)による増殖速度の低下と沈降に伴い減少する様子を再現している。しかし、計算においては単一の粒径に基づく沈降速度を与えていることから、観測値に見られたような7月30日~8月1日にかけての鉛直混合による巻き上げに伴う珪藻類Pennalesの増殖は再現できなかった(観測結果では、7月30日~8月1日にかけての鉛直混合によって水深5m以深の栄養塩が巻き上げられ、これにより珪藻類Pennalesが増殖し、表層において炭素量にして5ng/m程度になっている(図-4. 4. 5))。また、実測値において7月25日から27日にかけて見られるような動物性プランクトンによる捕食の結果と考えられる急激な珪藻類の減少は再現し得なかった。

渦鞭毛藻類及び*C. antiqua*についての計算結果はこれら2種の藻類の日周鉛直移動を考慮した計算をしているので毎日午前10時の計算結果を用いて等濃度線を作成した。

渦鞭毛藻類の変化を見ると、7月27日~8月1日にかけて鉛直拡散係数を増加させて強風に伴う表層における鉛直混合の促進をモデル化した結果、表層への集積が抑制されること、その後8月8日の鉛直循環装置停止後に表層に集積し極大値をとるという変化を再現している。観測値からは鉛直循環装置停止後に動物性プランクトンによる集中的な捕食により急激に数が減少したことが示唆されるが(図-4. 4. 5)、計算結果は捕食による減少の効果を過小に評価する結果となっている(図-4. 4. 4)。

*C. antiqua*については、観測値に比べて約1週間早く表層において顕著に増加し、渦鞭毛藻類同様に、8月8日の鉛直循環装置停止後に表層に集積し極大値をとる結果となった。*C. antiqua*

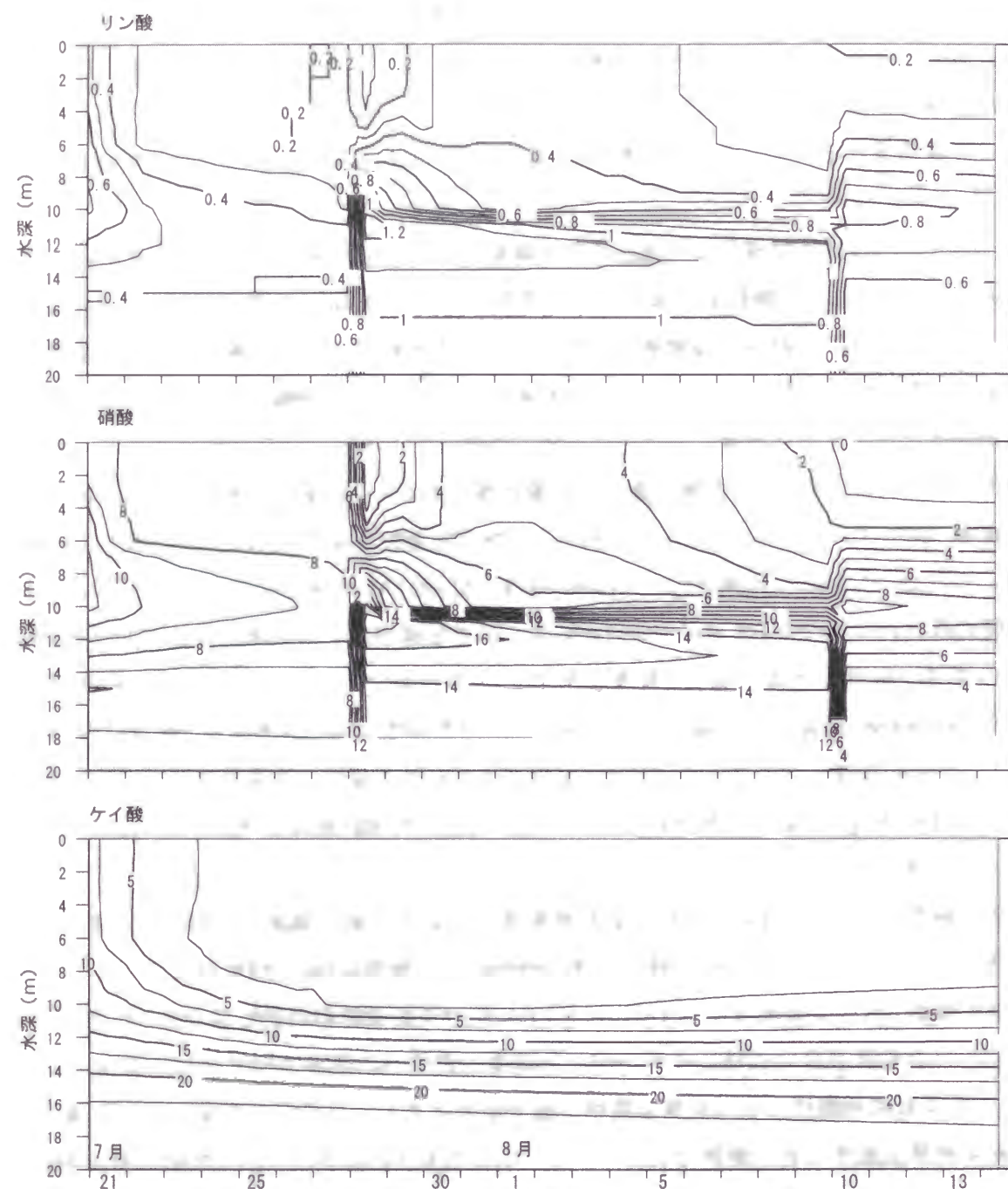


図-4.4.2 リン酸塩、硝酸塩、珪酸塩の濃度変化の計算結果 (μM)
(天野、渡辺 1997a)

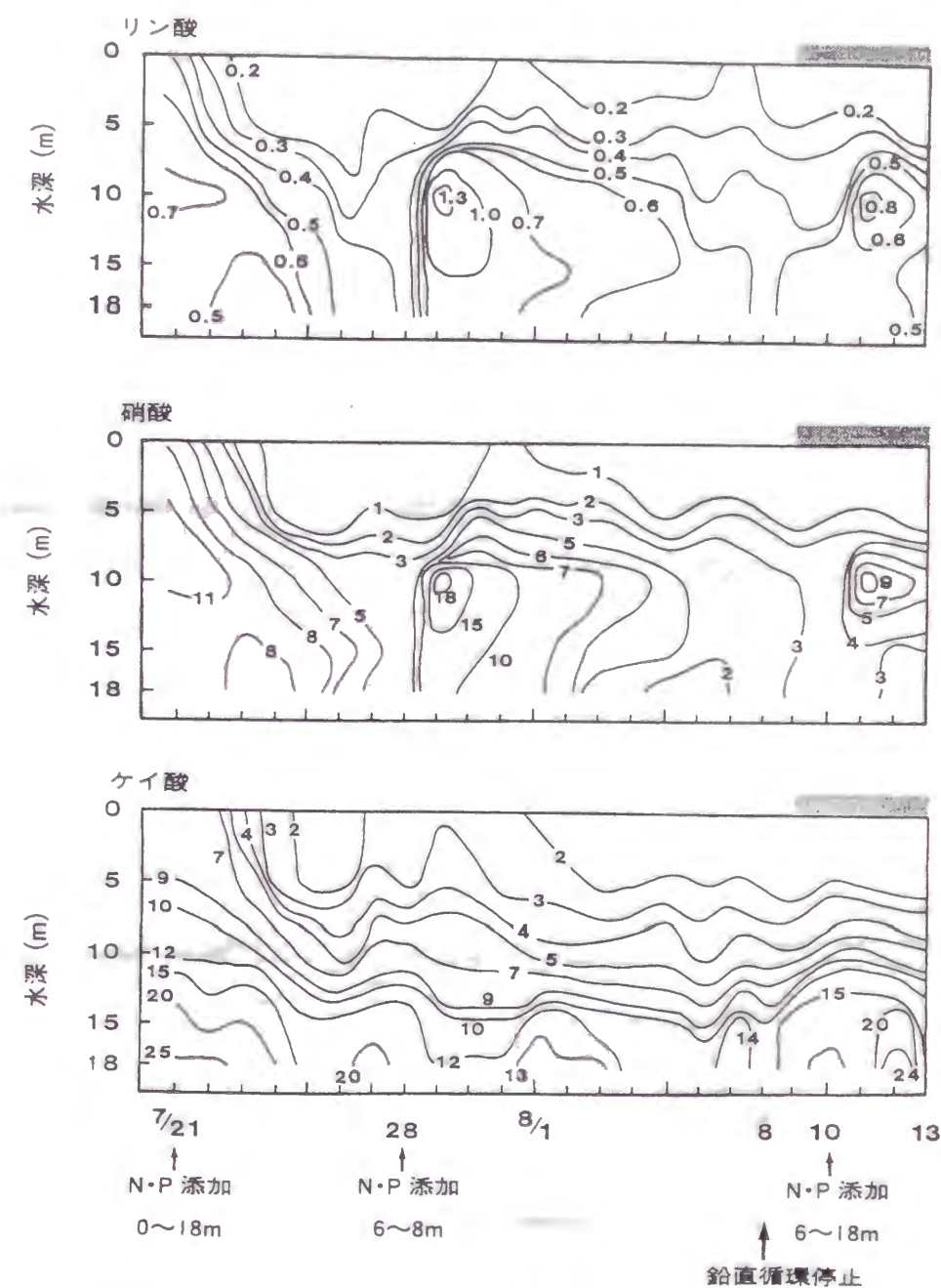


図-4.4.3 リン酸塩、硝酸塩、珪酸塩の濃度変化の観測値 (μM)
(Watanabe et al. 1995 より)

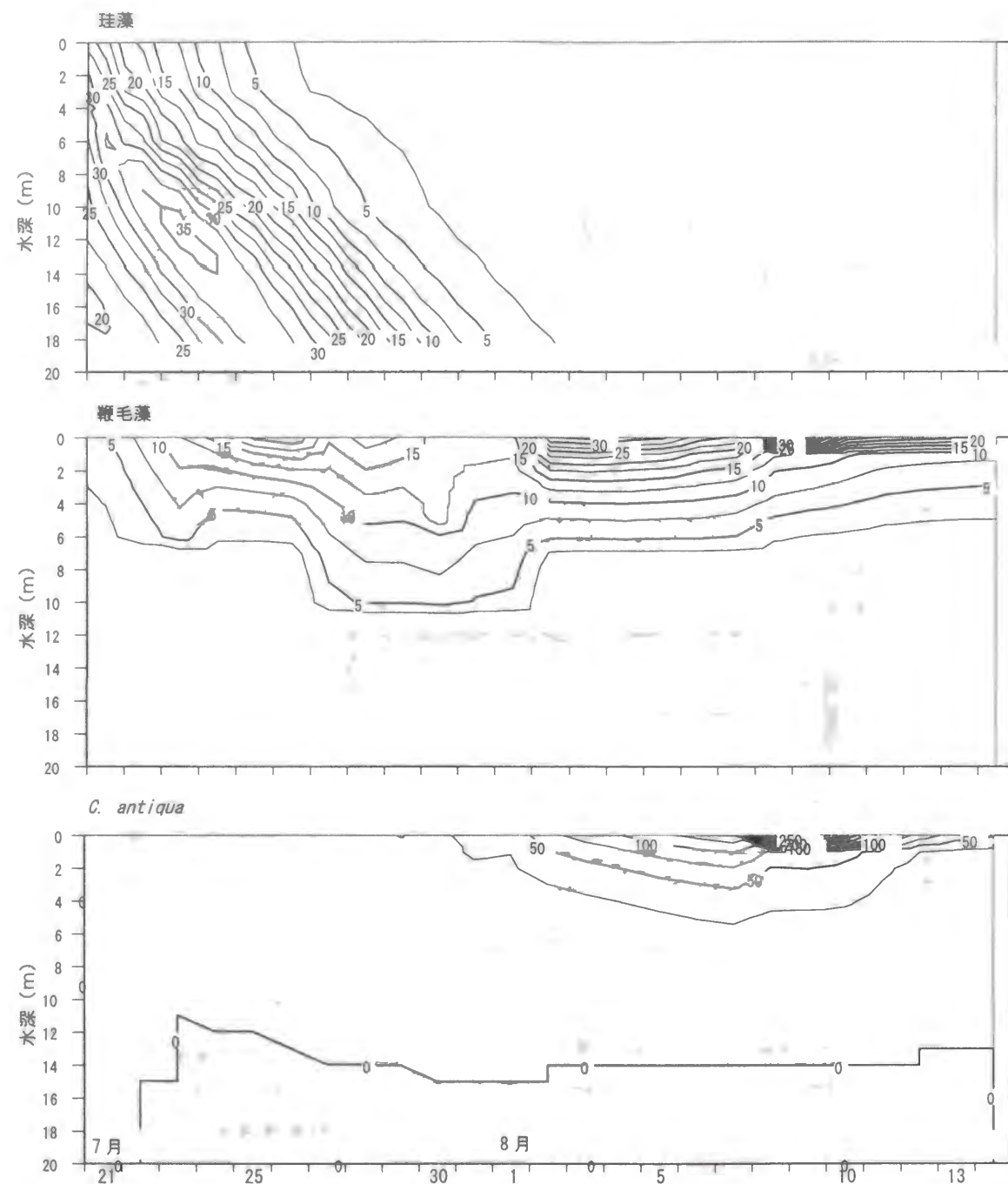


図-4. 4. 4 珪藻、鞭毛藻、*C. antiqua* の現存量変化の計算結果 (ng·C/ml)
(天野、渡辺 1997a)

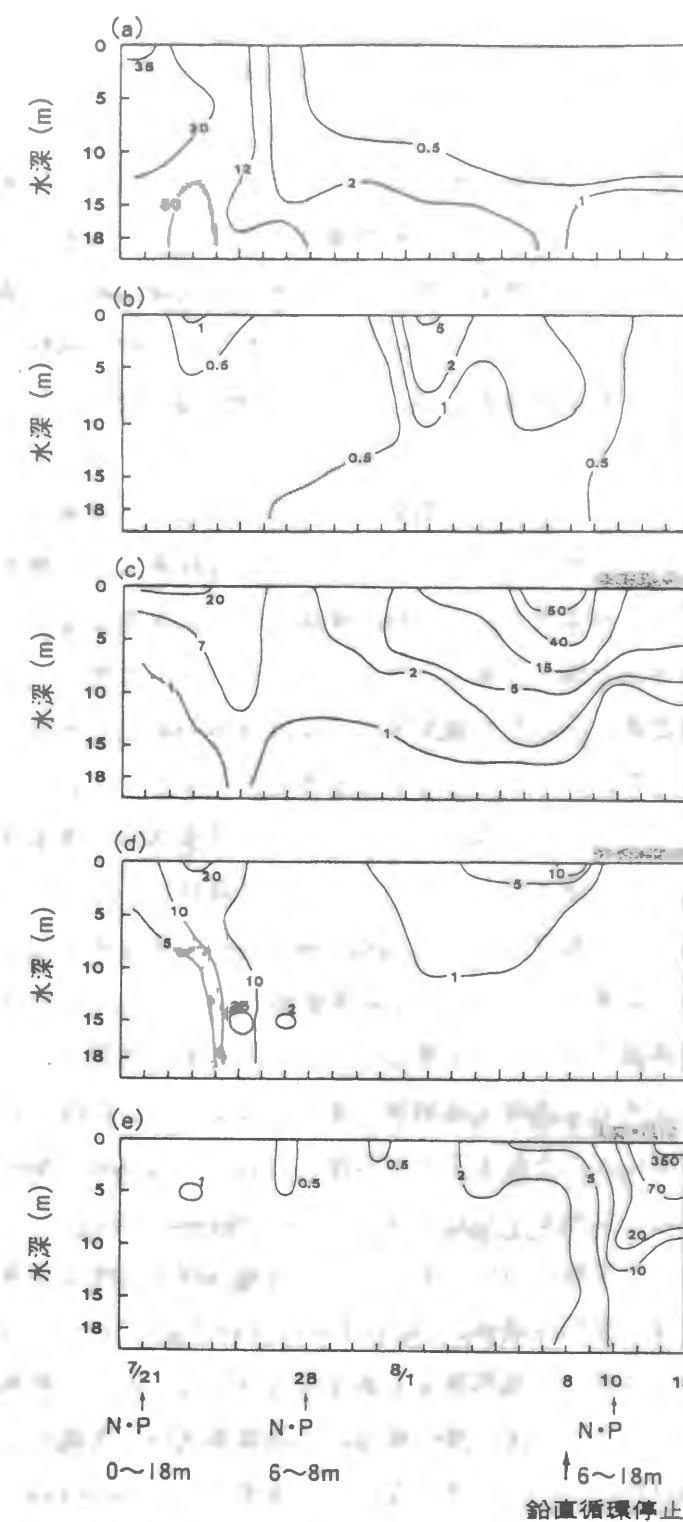


図-4. 4. 5 藻類現存量の観測値 (Watanabe et al. 1995 より)
(a)珪藻円心目 (b)珪藻羽状目 (c)炎色鞭毛藻 (d)その他 (e)*C. antiqua* (単位=ng·C/ml)

は計算開始時（7月21日）には全く観測されていないことから、計算の初期値としては計算開始時点で当該海域における潜在的に最大のシスト発芽が起こったと仮定して最底部のコントロールボリュームに5(cells/ml)の濃度に相当する量を与えて計算したため、この仮定が実際に比べて過大であったと考えられる。

本モデルにおいて考慮した3種類の藻類量変化については、珪藻類が実験開始から優占種であったものが、珪藻類のみが必要とする珪酸塩濃度の低下に伴い沈降と捕食により早い時期にほぼ消滅すると共に、安定した栄養塩成層の形成に伴って渦鞭毛藻類が優占種となる種組成遷移過程を再現したが、7月25日から27日にかけての珪藻類及び渦鞭毛藻類の同時に起きた急激な減少は再現できなかった。観測結果からは、7月25日以降栄養塩の添加が行われた7月28日まで表層において栄養塩が欠乏していることが示されている（図－4. 4. 3）。このため藻類の増殖速度は低下したが、これに対して動物プランクトンによる捕食圧は依然として高く、急激な藻類量の低下を招いたと考えられる。これに対して、計算では栄養塩の欠乏については良好に再現しているものの、藻類量の低下は観測結果ほどには急激でなかった。これは、動物性プランクトンによる捕食圧を過小評価したために起こった結果と考えられる。この結果から、藻類量の変化は、増殖速度のみならず捕食等による死滅率の影響を大きく受けることが分かる。一般に珪藻類は、動物性プランクトンによる捕食を受けやすく、また、遊泳能力を持たないため沈降による減少率も高く、他の藻類に比べて高い栄養塩摂取速度と増殖速度による優位性をもってしても必ずしも常に優占種とはなり得ない。珪藻類は、その高い栄養塩摂取速度と増殖速度に起因して、実際の内湾等においても河川等からの栄養塩流入に伴い、始めに優占種となることが多い。しかし窒素・リンについては動物性プランクトンの排泄を通して循環が行われやすいのに対して珪藻類のみが必須栄養塩としている珪素は循環されにくく、初期の藻類増殖に伴い一旦珪素が欠乏すると渦鞭毛藻類等が優占となることが指摘されている(Officer and Ryther 1980)。特に表層における鉛直混合が抑制され安定した成層が形成されると珪藻類から渦鞭毛藻類への遷移は起こりやすくなる(Officer and Ryther 1980)。

ここで計算の対象とした実験においても上に述べた様な理由で種組成遷移が起こったと考えられる。このため藻類種の種組成遷移について評価するモデルにおいては単に栄養塩摂取速度や増殖速度の高さだけを考慮して種間競合を表すのではなく、例えば窒素・リンのみでなく珪素による珪藻類増殖のコントロールの様に種毎の栄養塩要求性を考慮することや動物性プランクトンによる捕食の嗜好性について考慮することが重要であり(Lehman 1991)、栄養塩供給、藻類の栄養塩要求性、動物性プランクトンによる捕食等の、それぞれ独立であるが切り離すことが出来ない因果関係を反映させることが必要である(天野、渡辺 1997a)。

この検証結果からは、これら因果関係の中でも動物性プランクトンによる捕食の効果につい

て、過小評価していた傾向があり、この部分のモデル化に関する新たな知見の蓄積が必要と考えられるが、今回の計算は、異なる藻類種の生態特性を表現したモデルを用いて実際に観測された環境条件に従って計算することで、競合する関係にある藻類種の種組成遷移のパターンを良好に再現できたことで、種間競合、種組成遷移を表すモデルとしての可能性を示したと言える。

4. 5 種間競合についての数値実験

本章のはじめに、3章までにおいて作成してきた*C. antiqua*のみを考慮したモデルでは安定成層が継続する条件付きで赤潮発生ポテンシャルの評価が可能であることを述べた。本章においては、競合する植物性プランクトンをモデル要素として追加し、種間競合、種組成遷移のモデル化を行ってきた。本節では、前節で検証したモデルを使用して、環境要因の違いによる種間競合について検討を行うため、表層における混合状態が異なる状況を与え、*C. antiqua*の増殖に与える影響について珪藻類の代表として選んだ*Skeletonema costatum*との競合のモデル計算を行った。

計算においては、水深20mの湾を想定し、*C. antiqua*は底層の1mで5(cells/ml)、*S. costatum*は一様に5(cells/ml)で分布していたとした初期条件で計算を開始した。栄養塩成層位置は6mとし、栄養塩濃度は、表層で $\text{PO}_4\text{-P}=0.04\text{ }\mu\text{M}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}=0.2\text{ }\mu\text{M}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}=0.4\text{ }\mu\text{M}$ 、下層で $\text{PO}_4\text{-P}=0.3\text{ }\mu\text{M}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}=4.0\text{ }\mu\text{M}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}=2.0\text{ }\mu\text{M}$ とした。栄養塩成層が6mの位置にあるとしながら、一方のケースでは表層水の混合が抑制された状態を再現し、他方のケースでは表層の5mを強制的に混合させた。*S. costatum*の増殖・栄養塩摂取に関するパラメータはMickelson et al. (1979)に従って与えた。

計算は30日間行い、結果については*C. antiqua*が表層に集積する時刻の午後2時における鉛直分布を比較する。混合が抑制されたケースでは*S. costatum*は沈降し、ほとんど消滅してしまうのに対して、栄養塩成層が浅い位置にあるため*C. antiqua*は夜間の下降時に栄養塩を摂取することができ、十分に増殖し表面に集積する。これに対して、混合を与えた場合、*S. costatum*の沈降は抑制される。このため栄養塩摂取速度、増殖速度共に*C. antiqua*を上回る*S. costatum*が栄養塩を摂取してしまい、*C. antiqua*は栄養塩制限を受け、増殖を抑制される結果となった(図－4. 5. 1)。この結果は、表層での混合状態という物理的な要因が生態学的に異なる挙動を持つプランクトンの優劣を決定しているという結果を導き出したものである(天野、渡辺1997b)。

図－4. 5. 1に示された結果は、たとえ浅い位置に栄養塩成層が存在したとしても、表層水が混合され、移動を行わない珪藻類等の沈降が抑制されれば*C. antiqua*の優位性は成り立たず、

むしろ栄養塩摂取速度や増殖速度の高い珪藻類にとって有利な条件になることを示した。これは、Margalef (1958, 1967) が指摘した植物性プランクトン遷移のステージ1に相当する条件であると考えられる。計算に用いた条件はほぼ定常な環境を与えるものであったが、実際の内湾における環境を想定すると、4. 4節で検証したメゾコズム実験において見られたように、表層においてはやがて栄養塩の枯渇が生じ、また、表層混合が抑制されれば珪藻類は沈降し、さらに浅く安定した栄養塩成層が数週間にわたって形成されれば*C. antiqua*等の日周鉛直移動を行う種が優占種となり、赤潮の発生という形で種組成遷移の1サイクルが終了すると考えられる。ここで行ったシミュレーションは、表層における混合の有無について、完全混合とほとんど混合がないという2つの極端な環境条件を基に行ったが、環境条件の相違により、種組成が全く異なるものになることを表している。

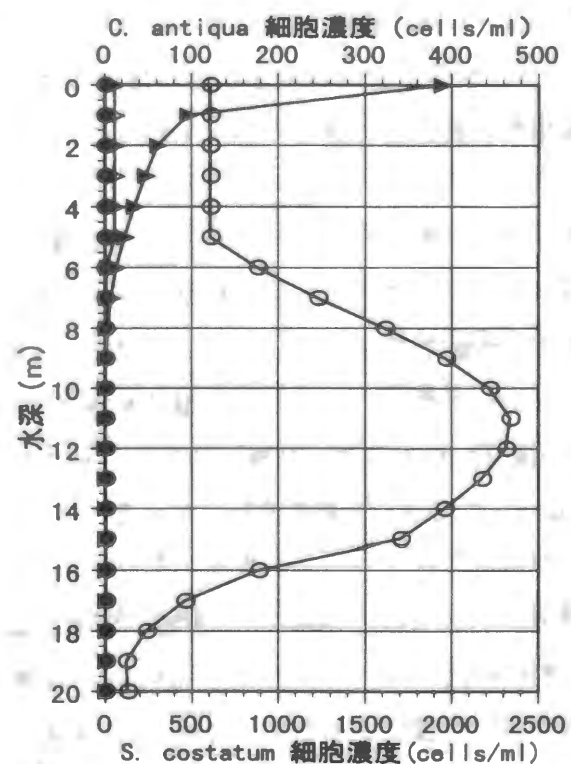


図-4. 5. 1 表層混合の有無によるプランクトン構成の変化 (天野、渡辺1997b)
(図中のプロットにおいて、三角形は*C. antiqua*、丸は*S. costatum*の細胞濃度を示している。
また、白抜きは混合を与えた場合、黒塗りは混合を与えなかった場合に対応している。)

4. 6 まとめ

第4章においては、第3章までにおいて作成したモデルを*C. antiqua*以外の藻類との種間競合、環境変化に伴う種組成遷移や動物性プランクトンによる捕食の影響について考慮に入れること

で発展させ、このモデルの検証を海洋メゾコズムを用いて行われた実験結果を基に行った。

4. 3節において記述した、流れを制御すると共に栄養塩成層を人為的に形成させた海洋メゾコズムによる実験データは、植物性プランクトンの種間競合、種組成遷移のモデルの検証データとして最適であり、注目する環境要因の変化による植物性プランクトンの優占種遷移を解析する上で貴重な情報を提供した。

一方、これらの情報を基に4. 4節において作成したモデルは、メゾコズム実験において栄養塩が豊富で鉛直混合が進んだ初期状態から、成層が強化されていく過程で優占種が珪藻類、渦鞭毛藻類、及び*C. antiqua*の順に遷移していく様子を概ね再現することが可能であることを示した。実際の植物性プランクトンは環境の変化に順応し柔軟な生態反応の変化を持つことから栄養塩摂取や増殖のパラメータを固定した現在のモデルでは再現し得ない部分は残るが、ここでモデル化した3種類の植物性プランクトンは、栄養塩摂取、増殖速度が高く栄養塩濃度がある程度以上存在すると優位であるが、鉛直移動を行えず表層混合が抑制されれば沈降してしまう特性を持つ珪藻類と、逆に栄養塩摂取や増殖速度において優位ではないが鉛直移動を行うことで浅い栄養塩成層が形成された場合に優位となりうる渦鞭毛藻類、*C. antiqua*の様に際だって異なる生態特性を持つ種であり、順応による影響は重大なものにならず、環境要因の変化に応じてそれぞれの種の遷移が起こる様子を因果関係が理解できる形で再現し得たところに意義があると考えられる。本章において作成された、種間競合及び種組成遷移に関するモデルは、藻類の栄養塩利用というボトムアップと、動物性プランクトンによる捕食というトップダウンによる影響に加えて、水柱の混合、栄養塩分布といった環境要因が、優占種となる藻類を決定する過程を忠実に再現したものであり、このモデルをさらに発展させて2次元或いは3次元のモデルに組み込むことで、より詳細に内湾生態系について記述しうるものになると考えられる。

参考文献

- 天野邦彦、渡辺正孝、1997a. 増殖・捕食を考慮した生態系モデルによる藻類種組成遷移過程の検証、水工学論文集、第42巻 (投稿中)
- 天野邦彦、渡辺正孝、1997b. 赤潮プランクトン*Chattonella*と珪藻類の種間競合及び種組成遷移のモデル化 ―表層混合と栄養塩成層位置の役割―、水工学論文集、第41巻、pp403-408
- Cullen, J. J. 1987. Diel vertical migration by dinoflagellates: Roles of carbohydrate metabolism and behavioral flexibility. In: M. A. Rankin (ed.), *Migration: Mechanisms and adaptive significance, Contributions in Marine Science, Supplement V. 27*, supplement Edition, Univ. of Texas, Port Aransas, pp135-152.
- 国立環境研究所、1992. 富栄養化による内湾生態系への影響評価に関する研究、国立環境研究

- Lehman, J. T. 1975. The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.* 20, pp343-364.
- Lehman, J. T. 1991. Interacting growth and loss rates: The balance of top-down and bottom-up controls in plankton communities, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 36, pp1546-1554.
- Margalef, R. 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: Buzzati-Traverso A. A. (ed.), *Perspectives in Marine Biology*, Univ. of California press, Berkeley, pp 323-349.
- Margalef, R. 1967. Succession in marine populations. *Adv. Frontiers Pl. Sci.*, New Delhi, 2, pp137-188.
- Mickelson, M. J., H. Maske and R. C. Dugdale 1979. Nutrient-determined dominance in multi-species chemostat cultures of diatoms, *Limnol. Oceanogr.*, 24, pp298-315.
- Officer, C. B., and J. H. Ryther 1980. The possible importance of silicon in marine eutrophication, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 3, pp83-91.
- Smayda, T. J. 1980. Phytoplankton species succession. In: I. Morris (ed.), *The physiological ecology of phytoplankton*, Univ. of California press, Berkeley, pp493-570.
- Strathmann, R. R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12, pp411-418.
- Watanabe, M., K. Kohata, T. Kimura, T. Takamatsu, S. Yamaguchi and T. Ioriya 1995. Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm, *Limnol. Oceanogr.*, 40, pp1447-1460

第5章 秋期の東京湾奥部における底層の無酸素水塊の湧昇に伴う 青潮現象

5. 1 はじめに

4章までにおいては、瀬戸内海において問題となっていた *Chattonella antiqua* 赤潮発生のための必要条件及び赤潮発生に至るまでの植物性プランクトンの種組成遷移について解析するモデルを作成した。*C. antiqua* 赤潮発生は *C. antiqua* の持つ日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取という特異な生態特性が発生現場において夏期に発生する安定した浅い栄養塩成層という環境条件と結合して、さらに表層における栄養塩の枯渇に伴う種組成遷移の最終的な形として起こることが実験データの解析及び作成されたモデルによる計算によって示された。

本章では、赤潮同様に海洋生態系破壊を伴う青潮現象の発生機構について考察を行う。赤潮については大量発生し、その原因となるプランクトンが特定のものであるため、主に当該プランクトンの生態特性に着目したモデルの開発を通して現象発生の機構解明を試みたが、本章で考察の対象とする青潮現象は、特定のプランクトンによって引き起こされるものではなく、内部生産の増大に伴う沈降性有機物の分解による酸素消費によって底層水の貧（無）酸素化が起こった後、この貧（無）酸素底層水が湧昇し起こる現象であることから、湾固有の流動状況が青潮現象発生に大きく寄与していると考えられる。このため、視点を変え、主にこの底層水の湧昇がどのような過程を通じて起こるのかについてモデル化を通して考察する。

東京湾、大阪湾、伊勢湾に代表される閉鎖性海域は外海との海水交換が少なく、河川などから流入する汚濁負荷も高いため、藻類をはじめとする水生生物が生産する有機物など内部生産の増大が起こり、底層水の貧（無）酸素化をもたらしている。特に東京湾では底層水の貧（無）酸素化は、青潮現象の原因となりアサリ、バイガイのへい死という形で水産への被害を引き起こし（柿野 1986）海域生態系破壊の原因となる他、海水のもつ自浄作用の低下に基づく富栄養化の進行ならびに海岸域における利水、親水などの多様な機能への悪影響が問題視されている（志々目 1995）。

青潮現象について特定してそのモデル化を考えると、まず青潮発生の必要条件として底層水の貧（無）酸素化の進行についてのモデル化が挙げられるが、この過程は成層化に伴う鉛直混合の抑制により表層からの酸素供給が絶たれることと、さらに表層における内部生産の増大と生産された有機物の沈降と分解に伴う酸素消費を再現するモデルが必要になる。このためには物理過程と生物・化学過程を結合した総合モデルが不可欠となる。さらに、底層水の貧（無）酸素化が進んだ後に成層が破壊され、沿岸の生物のへい死を招く貧（無）酸素底層水の湧昇過程をモデル化すると共に青潮の名の由来である青色の着色現象について説明することでモデル

化が完結するが、このためには河川からの淡水流入、湾口での潮汐および外洋からの高塩分・高水温海水の流入、海面での熱移動と風による応力の影響を受け、複雑な流動を呈している内湾域における流動を解析するモデルが特に必要になる。内湾域では、海洋生態系はこの複雑な流動に大きく規定されており、さらに海洋物質循環は生態系遷移に伴い大きく変動する。しかし流動場が生態系を規定している以上、生態系変動及び物質循環を解析するためには、生態系にとって重要な水温・塩分成層、フロント、鉛直混合、集積・発散、鉛直循環など諸過程を再現できる流動モデルがまず求められる。

青潮現象の一番の問題となるのは底層の貧（無）酸素水塊が沿岸に湧昇することで魚貝類のへい死を招くことであるため、本章においては、青潮発生の機構について主に流動に着目し、秋期の東京湾奥における成層の形成と風による成層破壊と循環流による底層水（無酸素水塊）の湧昇（青潮現象）の機構解明を行う。この目的のために流動モデルとして Blumberg and Mellor Model (1983) を東京湾に適用し、観測データに基づいた再現計算を行うと共に計算結果と観測データとの比較を行うことにより、青潮現象が発生した際の特徴的な流動状況及び鉛直混合について解析を行った。

5. 2 東京湾における風による成層破壊と鉛直循環による無酸素水塊の湧昇

（青潮現象の発生機構に関する知見）

東京湾奥部の千葉港から幕張、船橋にかけての沿岸部において、夏から初秋の時期に北～北東風が数日吹いた後に、海表面が青白もしくは青緑色に変色する現象がしばしば観察される。このような海水の変色現象が青潮と呼ばれる（渡辺、木幡 1995）。

東京湾における青潮発生は 1963 年頃から観察され、1980～1994 年の 15 年間で約 110 件、延べ日数にして 160～170 日に及んでいる。このような大規模な青潮の発生は数年に一度の頻度で起こるが、小規模な青潮は船橋港や千葉港などで 5～9 月にかけて、頻繁に発生している（国立環境研究所 1996）。

夏期の海域は日照や淡水流入の影響で、表層水の方が底層水に比べ高温・低塩分のため軽く、鉛直混合の起こりにくい安定な成層構造になっている。表層で増殖した植物プランクトンはやがて死滅し、海底に堆積する。温度・塩分成層下では底層水の溶存酸素量は表層からの酸素供給が断たれる上に、堆積有機物の分解に伴って消費され続け、著しく減少する。ここで貧酸素とは溶存酸素が概ね 3mg/l（飽和濃度の約 40%）以下をいうこととする（国立環境研究所 1996）。無酸素（嫌气的条件）下では底生生物などは生息できないが、有機物は微生物により分解され、硝酸塩還元、発酵、硫酸塩還元、メタン生成と、より還元的な過程へと段階的に進む。海水中には豊富な硫酸イオンが存在するので、海水中、海底泥中では最も還元的な条件で硫酸塩還元が主な反応となる。この過程は、硫酸塩が還元され生物に有毒な硫化水素が発生することから、

生態系に重要な現象といえる（国立環境研究所 1996）。

青潮の発生時にはこの様に貧酸素化した底層水が沿岸浅海域へ湧昇しながら表層に輸送され、同時に鉛直混合が促進され成層が破壊されるため水温・塩分の鉛直分布がほぼ一樣になることが観測されている（国立環境研究所 1996）。青潮の発生と北～北東風の連吹により起こる底層水の湧昇との関連については、数々の観測例（Otsubo et al. 1991、鬼塚ら 1988、柿野ら 1987）により明らかにされている。また、底層に貧酸素水が存在する、北偏風が 2 日以上連吹する、さらに気温が日平均気温にして 4℃以上低下するという 3 条件が青潮発生の必要条件として提案され（木幡 1995、竹下ら 1993）良好な予測が可能になっている。また、青潮の青緑色については、底層水中に大量に含まれる硫化水素（硫化物）が湧昇と共に酸化されコロイド状硫黄が生成され、このために呈する色と考えられる他、多硫化物イオンによる着色も原因の一つと考えられている（日本海洋学会 1991、Takeda et al. 1991、富永ら 1988）。

以上述べた様に青潮発生の機構については解明が進んでいるが、成層が進行或いは破壊される過程及び底層水の湧昇過程に及ぼす風、淡水供給量、潮汐等の影響について定量的に解析するためには先に述べた水温・塩分成層、フロント、鉛直混合、集積・発散、鉛直循環など諸過程を再現できる流動モデルが必要になる。青潮現象は上記の諸過程と東京湾奥の地形等の環境条件が複雑に関連し合って発生している。本章では、これら条件をモデルにより詳細に再現することで東京湾奥における風による成層破壊と鉛直循環による底層水の湧昇過程を解析し、青潮発生時の流動機構について明らかにする。

5. 3 三次元流動モデルによる計算方法

感潮域や閉鎖性海域に通常見られる 1～100km の空間スケールと潮汐 30 日程度の時間スケールに代表されるようなメゾスケール現象を表現できるモデルは Blumberg and Mellor により開発された（Blumberg and Mellor 1983, 1987）。

本モデルは潮汐流、吹送流、塩分に基づく密度流により駆動されており、乱流による混合過程について、鉛直渦動粘性係数及び渦動拡散係数は Mellor and Yamada (1982) の 2 1/2 レベル乱流完結モデルを用い、水平渦動粘性係数及び渦動拡散係数は Smagorinsky (1963) に従い逐次計算しているところに特徴がある。このモデルはチェサピーク湾での夏から秋にかけての成層破壊過程と鉛直循環過程に適用された（Blumberg and Goodrich 1990）。その適用では塩分は計算を行っているものの水温は観測値を用いている。計算結果からチェサピーク湾での秋の急激な鉛直混合には風による混合に加えて、表面冷却による水温の鉛直逆転分布が非常に重要な役割を果たしていることが鉛直渦動拡散係数の変遷から判明している（Blumberg and Goodrich 1990）。

5. 3. 1 モデル式

Blumberg and Mellor モデルに基づく連続、運動量、塩分および乱流モデルに新しく水温モデルを加え、全体モデルを構築した（渡辺、天野、他 1997）。以下に直交座標を用いた場合の支配方程式を示す。ここで、 x は東を増加方向、 y は北を増加方向、 z は上向きを増加方向とする座標軸で、 U 、 V 、 W は x 、 y 、 z 方向に対応したアンサンブル平均流速である。自由水面は $z = \eta(x, y, t)$ 、海底は $z = -H(x, y)$ で表される。支配方程式においては Hydrostatic の仮定と Boussinesq 近似を用いている。

(連続方程式)

$$\frac{\partial U}{\partial x} + \frac{\partial V}{\partial y} + \frac{\partial W}{\partial z} = 0 \quad (5.3.1)$$

(運動量方程式)

$$\begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial t} + \frac{\partial U^2}{\partial x} + \frac{\partial UV}{\partial y} + \frac{\partial UW}{\partial z} - fV \\ = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial x} + \frac{\partial(-\overline{uw})}{\partial z} + F_U \end{aligned} \quad (5.3.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial V}{\partial t} + \frac{\partial UV}{\partial x} + \frac{\partial V^2}{\partial y} + \frac{\partial VW}{\partial z} + fU \\ = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial y} + \frac{\partial(-\overline{vw})}{\partial z} + F_V \end{aligned} \quad (5.3.3)$$

$$\rho g = -\frac{\partial P}{\partial z} \quad (5.3.4)$$

ここで、 ρ_0 は基礎密度、 ρ は密度、 g は重力加速度、 P は圧力、 f はコリオリパラメータである。

水温 Θ と、塩分 S の保存式は次式で与えられる。

$$\begin{aligned} \frac{\partial \Theta}{\partial t} + \frac{\partial U\Theta}{\partial x} + \frac{\partial V\Theta}{\partial y} + \frac{\partial W\Theta}{\partial z} \\ = \frac{\partial(-\overline{w\theta})}{\partial z} + F_\Theta \end{aligned} \quad (5.3.5)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial t} + \frac{\partial US}{\partial x} + \frac{\partial VS}{\partial y} + \frac{\partial WS}{\partial z} \\ = \frac{\partial(-\overline{ws})}{\partial z} + F_S \end{aligned} \quad (5.3.6)$$

また、密度は状態方程式により次式の様に与えられる（Fofonoff 1962）

$$\rho = \rho(\theta, S) \quad (5.3.7)$$

式 (5.3.2)、(5.3.3)、(5.3.5) 及び (5.3.6) 中の運動量、熱量及び塩分濃度の乱流による拡散を定量化するレイノルズ応力及び熱と塩分濃度の二次相関式は Mellor(1973)により Rotta のエネルギー再配分仮説及び Kolmogoroff の局所等方性仮説に基づきレベル 4 モデル(Mellor and Yamada 1974)としてモデル化された方程式の高次の項を消去して作成された Mellor and Yamada(1982)の 2 1/2 レベル乱流完結モデルにより逐次計算される。

$$-(\overline{uw}, \overline{vw}) = K_M \frac{\partial}{\partial z}(U, V) \quad (5.3.8)$$

$$-(\overline{w\theta}, \overline{ws}) = K_H \frac{\partial}{\partial z}(\Theta, S) \quad (5.3.9)$$

ここで、 K_M, K_H は鉛直渦動粘性係数及び鉛直渦動拡散係数であり、(5.3.10) 式により計算される。

$$(K_M, K_H) = lq(S_M, S_H) \quad (5.3.10)$$

ここで、 l は乱流マクロスケール、 $q^2/2$ は乱れエネルギーである。安定関数 S_M, S_H 及び l, q は Mellor and Yamada (1982) に従い求められる。

モデルのグリッドによって直接表現できないサブグリッドスケールのプロセスによって生じる運動はすべて水平混合過程によってパラメータ化される。(5.2.2~5.2.6) 式にある、 F_U, F_V, F_θ 及び F_S はそれら直接表現できないプロセスに起因する項であり、乱流拡散と類似の表現で次のように表現される。

$$F_U = \frac{\partial}{\partial x} \left(2A_M \frac{\partial U}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left[A_M \left(\frac{\partial U}{\partial y} + \frac{\partial V}{\partial x} \right) \right] \quad (5.3.11)$$

$$F_V = \frac{\partial}{\partial y} \left(2A_M \frac{\partial V}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \left[A_M \left(\frac{\partial U}{\partial y} + \frac{\partial V}{\partial x} \right) \right] \quad (5.3.12)$$

$$F_{\Theta, S} = \frac{\partial}{\partial x} \left[A_H \frac{\partial(\Theta, S)}{\partial x} \right] + \frac{\partial}{\partial y} \left[A_H \frac{\partial(\Theta, S)}{\partial y} \right] \quad (5.3.13)$$

ここで、 A_M, A_H は水平渦動粘性係数及び水平渦動拡散係数である。本モデルにおいてこれらパラメータは次式の様に Smagorinsky (1963) に従い求められる。

$$A_{M,H} = C_{M,H} \Delta x \Delta y \left[\left(\frac{\partial U}{\partial x} \right)^2 + \frac{1}{2} \left(\frac{\partial V}{\partial x} + \frac{\partial U}{\partial y} \right)^2 + \left(\frac{\partial V}{\partial y} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}} \quad (5.3.14)$$

定数 C については Oey (1996) により詳細な感度分析が行われており、結論として 0.075-0.1 を与えることで良好な再現を得たと報告しているが、感度分析に使用したグリッドのサイズが 20Km×20Km と今回の計算に比べて大きいこと、また、今回の同定計算により良好な結果が得られたことや、今回の計算で用いたグリッドサイズと同様に 1Km×1Km のグリッドで計算を行っているケース (Galperin and Mellor 1990) においても同一の値が採用され良好な再現結果を得ていることから、ここでは $C_{M,H} = 0.01$ を与えている。

5.3.2 境界条件

a) 自由水面 $z = \eta(x, y, t)$ での境界条件

$$\rho_0 K_M \left(\frac{\partial U}{\partial z}, \frac{\partial V}{\partial z} \right) = (\tau_{0x}, \tau_{0y}) \quad (5.3.15)$$

$$\rho_0 K_H \left(\frac{\partial \Theta}{\partial z}, \frac{\partial S}{\partial z} \right) = (\dot{H}, \dot{S}) \quad (5.3.16)$$

ここで (τ_{0x}, τ_{0y}) は水面での風による応力、 \dot{H} は水面での純熱フラックス、 \dot{S} は水面での塩分フラックスである。

水面での純熱フラックスは次式で表される。

$$\dot{H} = (\phi_s - \phi_{sr}) + (\phi_a - \phi_{ar}) - \phi_{br} - \phi_e - \phi_c \quad (5.3.17)$$

ここで、 ϕ_s は直接計測値を用いたが、直接計測値が無い場合は、次式を用いた。

$$\phi_{sc} = 0.94 \phi_{sc} (1 - 0.65 C^2) = \text{net solar radiation (Wunderlich 1972),}$$

$$\phi_{ar} = 5.9 \times 10^{-3} \left(\frac{e}{T_a} \right)^{\frac{1}{7}} T_a^4 (1 + 0.17 C^2)$$

= atmospheric radiation (Brutsaert 1975),

$$\phi_{br} = 5.9 \times 10^{-3} (T_a + 273)^4 = \text{back radiation,}$$

$$\phi_e = (0.000308 + 0.000185 W_z) \rho (e_s - e_z) \times (2493 - 2.26 T_s) \times 10^3 = \text{evapulative heat flux (Roher 1931),}$$

$$\phi_c = 269.1 (0.000308 + 0.000185 W_z) \rho (T_s - T_z) = \text{conductive heat flux (Bowen 1926)}$$

ここで、 ϕ_{sc} は晴天時の日射量、 C は雲量、 e は水蒸気圧、 T_a は気温、 W_z は海面上高さ 15cm

での風速、 ρ は水の密度、 e_s は海面上の気温に対する飽和水蒸気圧、 e_z は海面上高さ 15cm における水蒸気圧である。

また、水面での塩分フラックスは次式で表される。

$$\dot{S} = S(0) [\dot{E} - \dot{P}] / \rho \quad (5.3.18)$$

ここで $[\dot{E} - \dot{P}]$ は蒸発-降雨による水面での純淡水量フラックスであり $S(0)$ は水面での塩分濃度である。

b) 海底 $z = -H$ での境界条件

海底では Θ, S の鉛直勾配はゼロであり、境界を通じた熱・塩分の移動は無い。

$$\rho_0 K_M \left(\frac{\partial U}{\partial z}, \frac{\partial V}{\partial z} \right) = (\tau_{bx}, \tau_{by}) \quad (5.3.19)$$

$$\rho_0 K_H \left(\frac{\partial \Theta}{\partial z}, \frac{\partial S}{\partial z} \right) = 0 \quad (5.3.20)$$

ここで (τ_{bx}, τ_{by}) は海底における応力で、次式の様に対数近似則で与えられる。

$$(\tau_{bx}, \tau_{by}) = \rho_0 C_D (U_b^2 + V_b^2)^{1/2} (U_b, V_b) \quad (5.3.21)$$

$$C_D = \kappa^2 (\ln(H + z_b) / z_0)^{-2} \quad (5.3.22)$$

ここで、 $H(x, y)$ は海底地形を表し、 z_b 、 U_b 、 V_b は海底に最も近い計算格子とそこでの流速を表す。

κ は von Karman 定数である。抗力係数 C_D は 0.0025 に定めるか式 (5.3.22) で計算された値とのどちらか大きい方の値を用いている (Blumberg and Mellor 1983)。 z_0 は海底の局所的な粗度に依存するが、1cm とした。

c) Open boundary での境界条件

流入河川上流端では流量、水温、塩分を直接与える。湾口では潮位、水温、塩分を与える。境界条件についての詳細は Blumberg and Mellor (1983) に従った。

5.3.3 座標変換

内湾の様に沿岸の急激な水深変化を表現するには直交座標 (x, y, z, t) は有効ではない。そのため、本モデルにおいては上述のように設定した各式について鉛直方向に新しい変換座標

(x^*, y^*, σ, t^*) を導入し、全ての方程式の座標変換を行う。すなわち、

$$x^* = x, y^* = y, \sigma = \frac{z - \eta}{D}, t^* = t \quad (5.3.23)$$

ここで、 $D = H + \eta$ である。このため、 $z = \eta$ で $\sigma = 0$ 、 $z = -H$ で $\sigma = 1$ となる。

5.3.4 計算条件

北緯35度8分、東経139度36分を原点とする城ヶ島より湾内を計算領域とした。格子間隔は東西1Km、南北1Kmとし、水平方向の格子数は南北方向70メッシュ、東西方向50メッシュ、鉛直方向10層とした。海底地形条件はJODCの水深データファイルよりメッシュ平均水深を求めた。流入河川は鶴見川、多摩川、隅田川、荒川、江戸川の5河川とし、河川上流10Kmまでを計算領域とした。計算メッシュの平面的配列については、図-5.3.1に示す。

湾口部での水温・塩分の鉛直分布は観測値（海況予報事業結果報告書（神奈川県）、平成元年度、2年度）を用いて与えた。また、城ヶ島と岩井袋での調和定数のうち K_2 、 M_2 、 S_2 、 O_1 、 P_1 、 K_1 及び S_1 分潮を考慮し、湾口での潮位を与えた（日本沿岸潮汐調和定数表、海上保安庁）。

河川流量は鶴見川、多摩川、荒川、江戸川の日平均流量（流量年表、建設省）、水温（全国公共水域水質測定データ）を与えた。隅田川に関しては流量データが存在しないため、流域規模がほぼ同じである多摩川の流量で代替することとした。さらに淡水供給源として沿岸に立地する下水処理場及び発電所からの排水量についても記録に基づいて入力した。

気象条件としては気温、日射量、湿度、風速、雲量（気象月報、東京）の日平均値を用いて海面での熱収支の境界条件を与えた。また、水面での風応力の計算にはアメダスデータより千葉、木更津、及び東京ヘリポートの3地点での平均値をとることで求めた風向・風速の連続観測結果（図-5.3.2）を用いた。さらに、湾内の水温・塩分の初期条件は全国公共水域水質測定データより与えた。

現況再現計算期間は1989年7月1日を初期値として、10月31日までの123日間を $\Delta t = 10$ 秒で行った。1989年東京湾における青潮発生は6月から10月までの間に5回報告されているが（図-5.3.2の矢印）、この中でも特に10月2日に発生した青潮は中規模のものであり、この前後に詳細な流速、水温、塩分の観測がなされていることから、上記の現況再現計算に加えて、10月2日から青潮現象を引き起こした外部環境条件の一つと考えられる水面冷却が成層破壊にどのような影響を与えていたかを評価するため、気象条件として9月21日から気温及び日射量の低下がなかったと仮定したシミュレーション計算を10月7日までの17日間について行った。

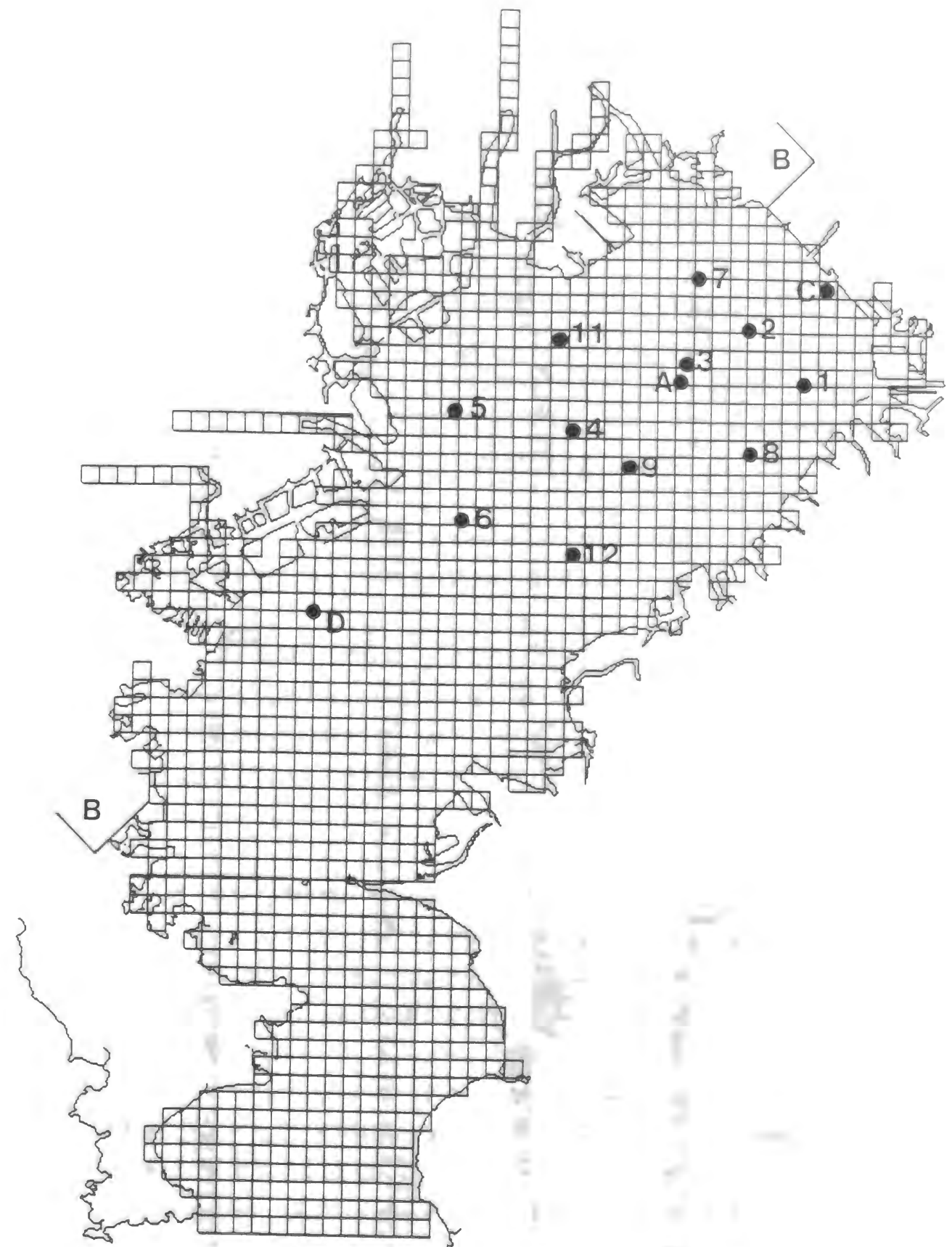


図-5.3.1 計算メッシュの平面的配列及び観測点等位置

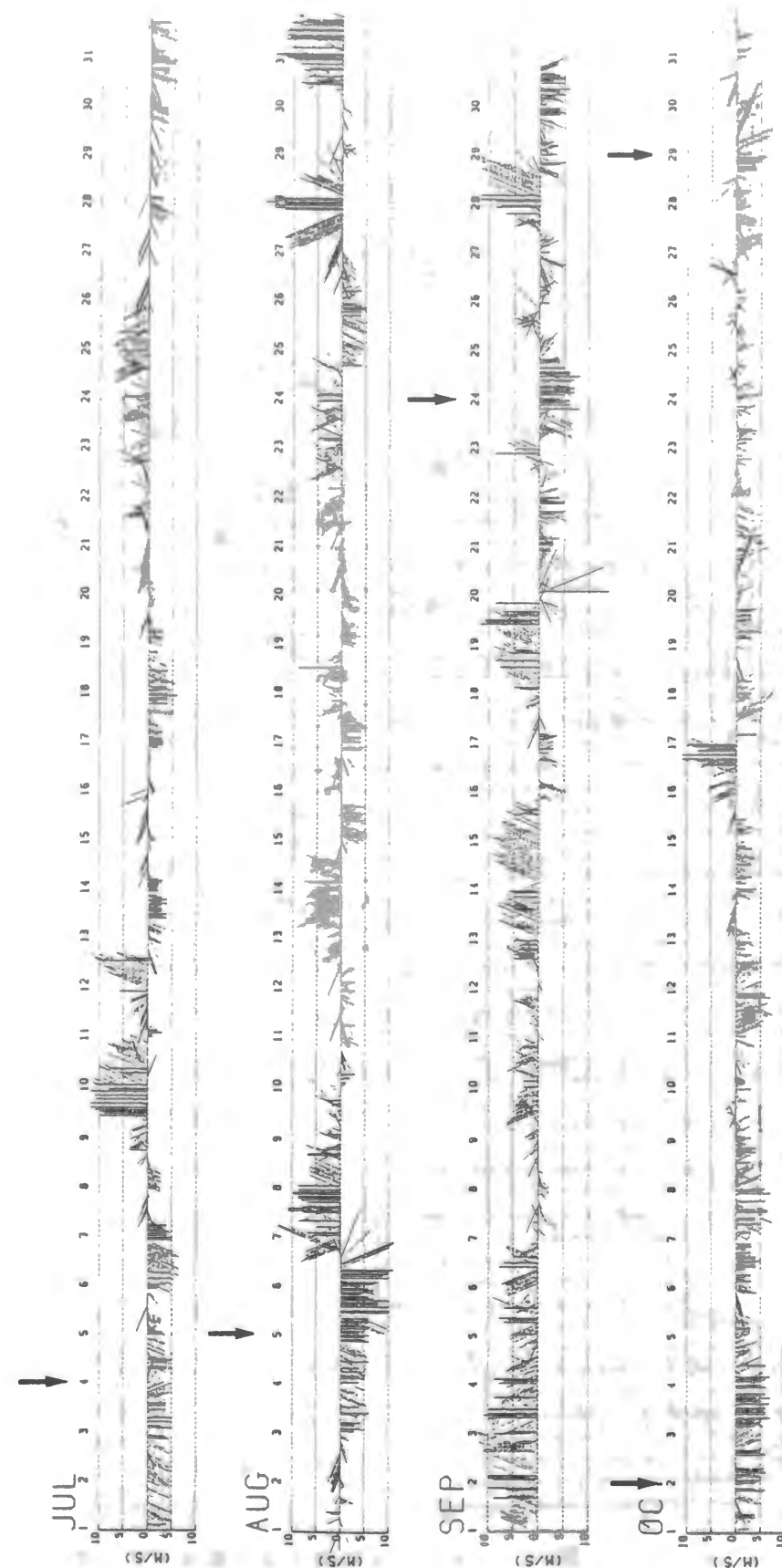


図-5.3.2 風向・風速の連続観測結果と青潮発生日(矢印)

5.4 モデルによる再現計算結果

5.4.1 流速変動及びエネルギースペクトルの比較

湾内における平均的な流動を解析するだけでなく、風による成層破壊や循環流による底層水の湧昇の様な非定常現象を解析するには、平均流のみならず乱流成分に起因する運動量及び物質の拡散による効果をも正確に再現する必要がある。そこで、まず乱流成分について量的に適切な再現が行われているかを確認するため、連続観測結果より得られた流速変動及びエネルギースペクトルを用いて計算結果との比較を行った。

1989年9月11日から10月21日にかけて海上保安庁水路部が東京湾4点において鉛直5層での定置測流(インペラ型ベルゲン流速計による流速2成分、水温、塩分)により流速の連続観測を行っている(大島ら1989)。ここでは、青潮現象がしばしば観測され、観測地点のうち今回の研究において最も重要な湾奥部近郊のA点(図-5.3.1)及びそのA点から最も離れたD点(図-5.3.1)における南北、東西成分の流速観測結果及びエネルギースペクトルについて計算結果との比較を示し、平均流の変化及び乱流成分について量的に適切に再現されているかを検討した。

その結果、日周期、半日周期及び低周期のエネルギースペクトルは非常に良好に再現され、流速変動についても良好な再現結果が得られた(図-5.4.1~2)。一方、高周期のエネルギースペクトルの計算値は実測値より低い値となっている。これは、モデルで用いている格子サイズが東京湾に存在する小規模渦を正確に表現するには十分細かいサイズではないことを示唆している。

5.4.2 水温・塩分の連続観測との比較

ここでは、A点における水温・塩分濃度の連続観測結果と計算結果とを比較する。1989年9月11日から10月21日にかけての水温、塩分の計算値は実測値をよく再現していることがわかる(図-5.4.3~4)。特に、水温成層が逆転するタイミングや、底層の塩分が間欠的に低下する(鉛直混合が激しくなる)タイミングをよく再現しており、外力(風応力等)に対する応答が良好にモデル化されたといえる。モデルは流れの乱れ成分を過少評価している傾向があるため、実測値に見られるほど短時間に急激に起こる混合や成層の最形成は再現し得なかったが、モデル計算は、A点における水温・塩分の変化のパターンを非常に良く再現している。青潮現象の再現にとって特にA点での水温・塩分変化は重要であるため、青潮現象発生時の計算結果については5.4.4で述べる。

5.4.3 多点観測結果との比較

連続観測結果との比較において良好な再現計算結果が得られたので、さらに空間的広がりを

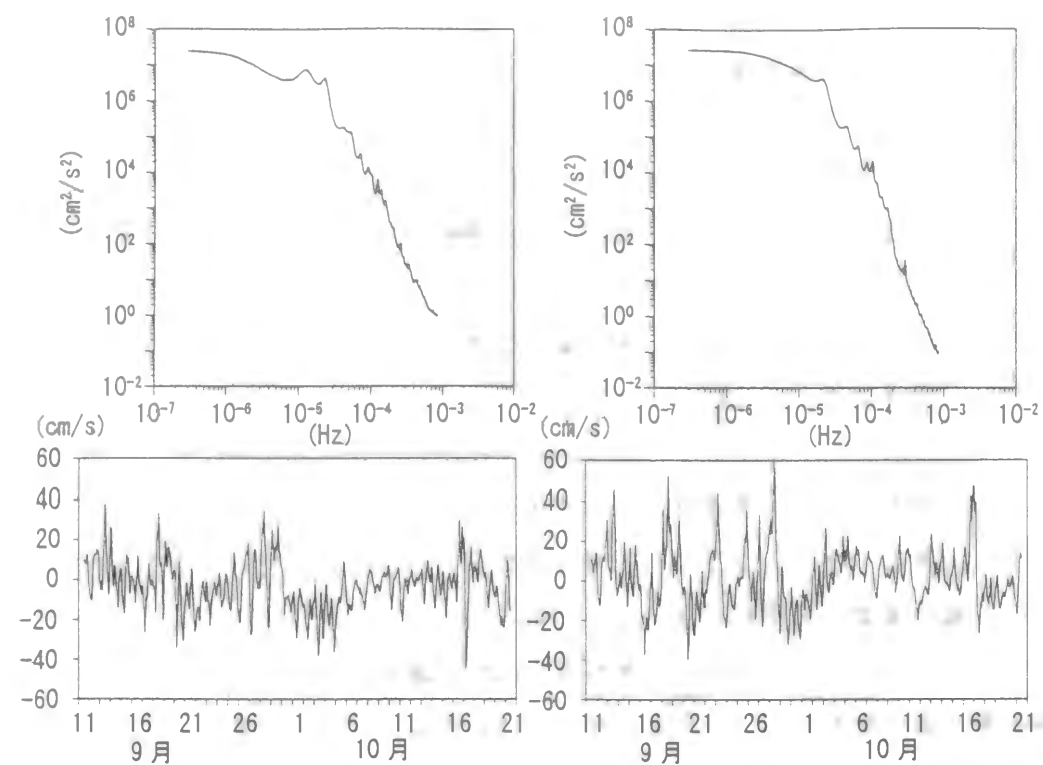


図-5.4.1(a) 測点A表層における南北（左）、東西（右）成分の計算流速及びエネルギースペクトル

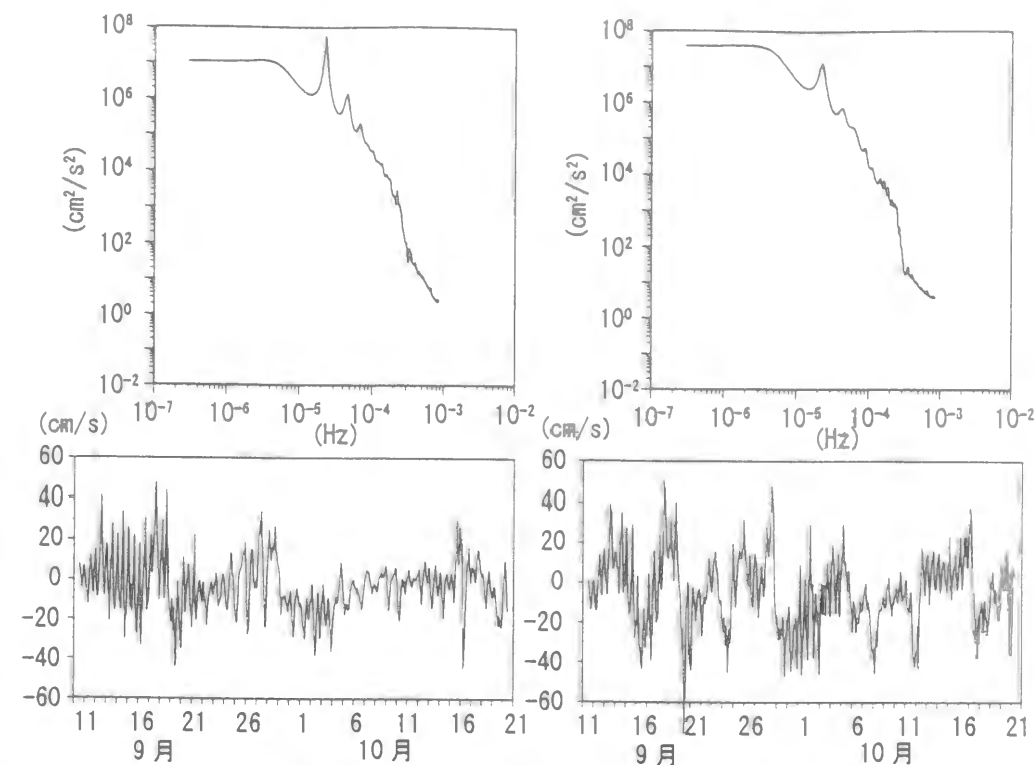


図-5.4.2(a) 測点D表層における南北（左）、東西（右）成分の計算流速及びエネルギースペクトル

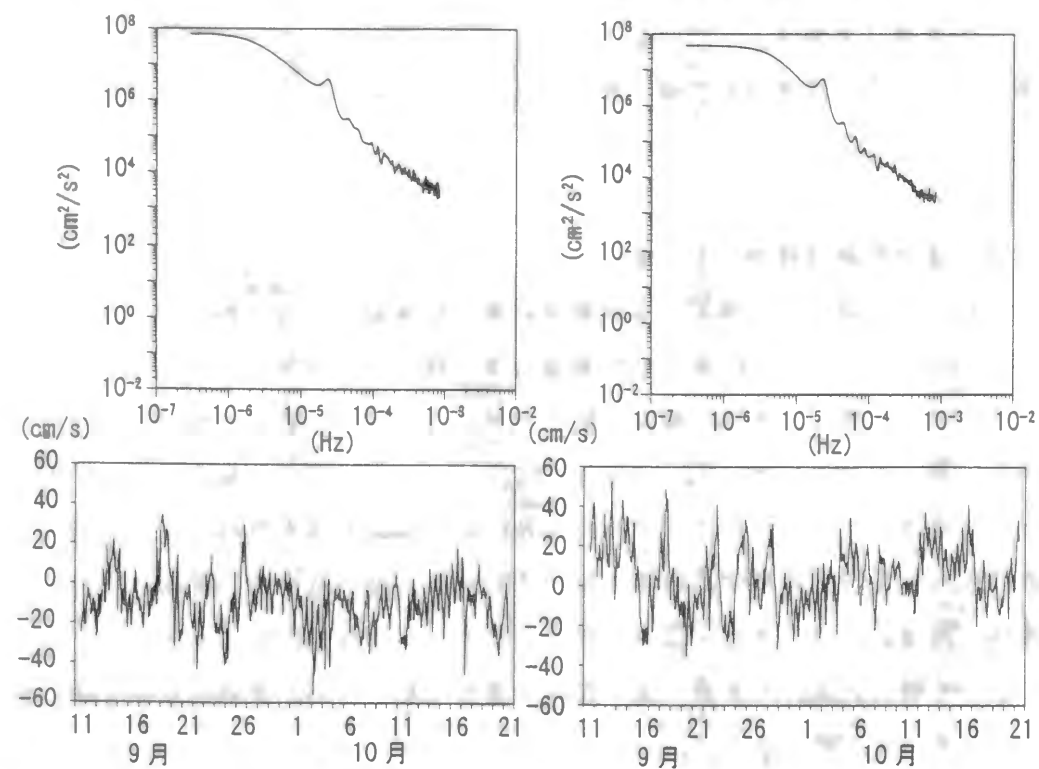


図-5.4.1(b) 測点A表層における南北（左）、東西（右）成分の観測流速及びエネルギースペクトル

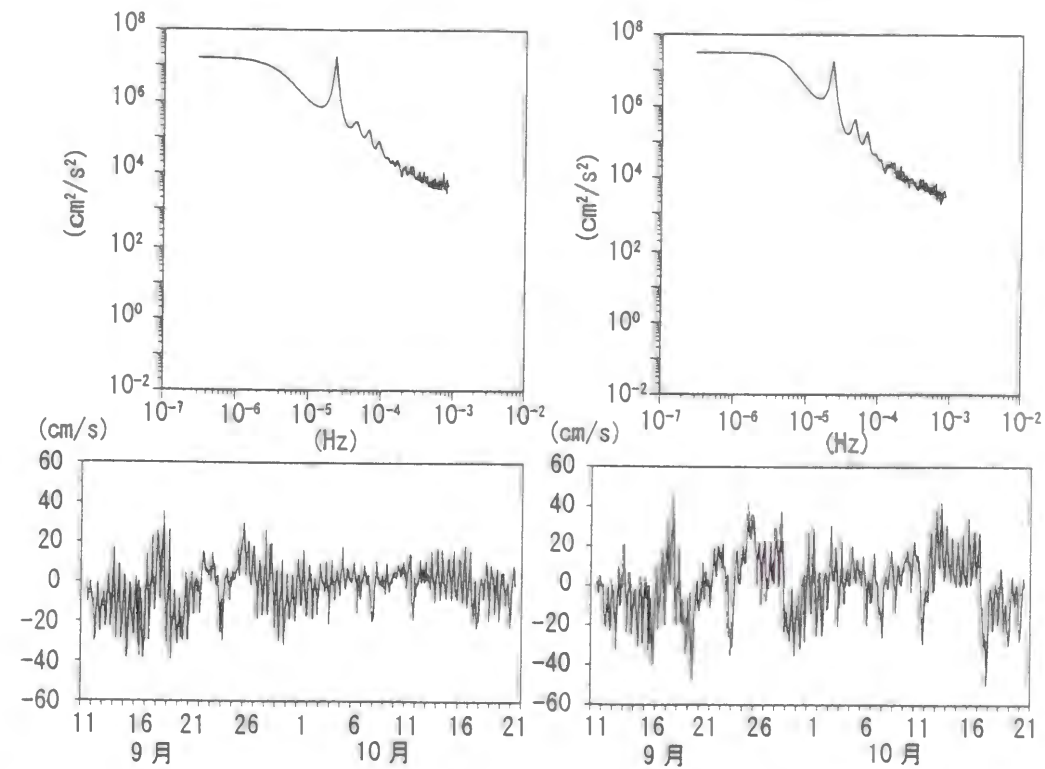
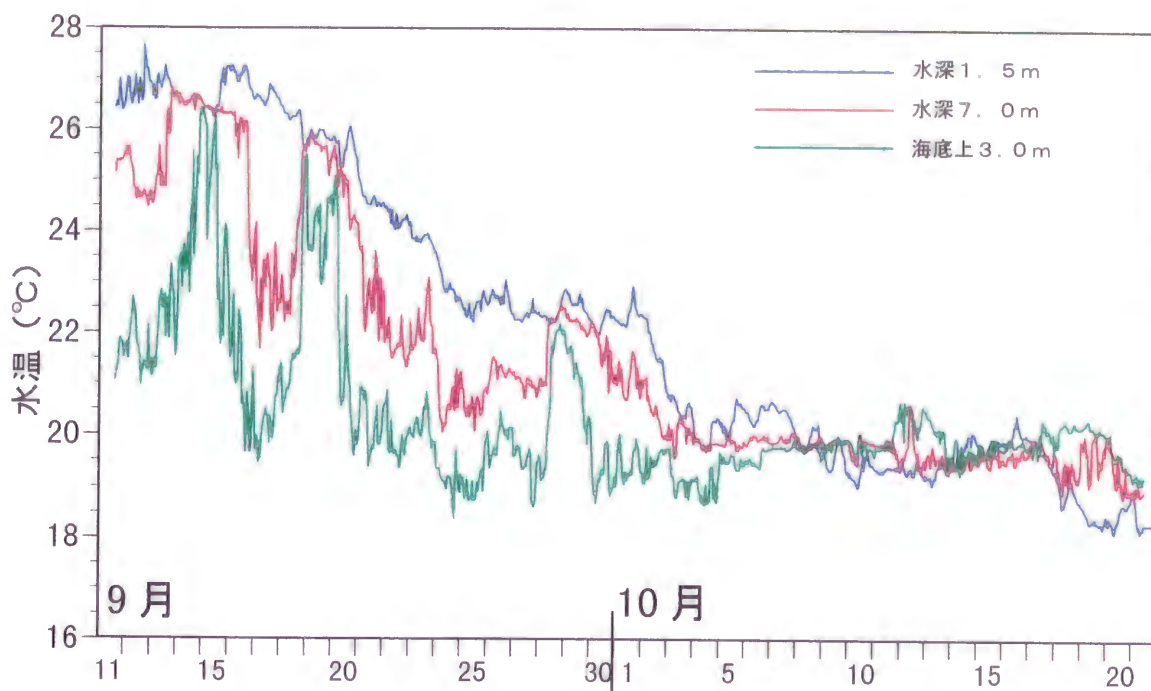
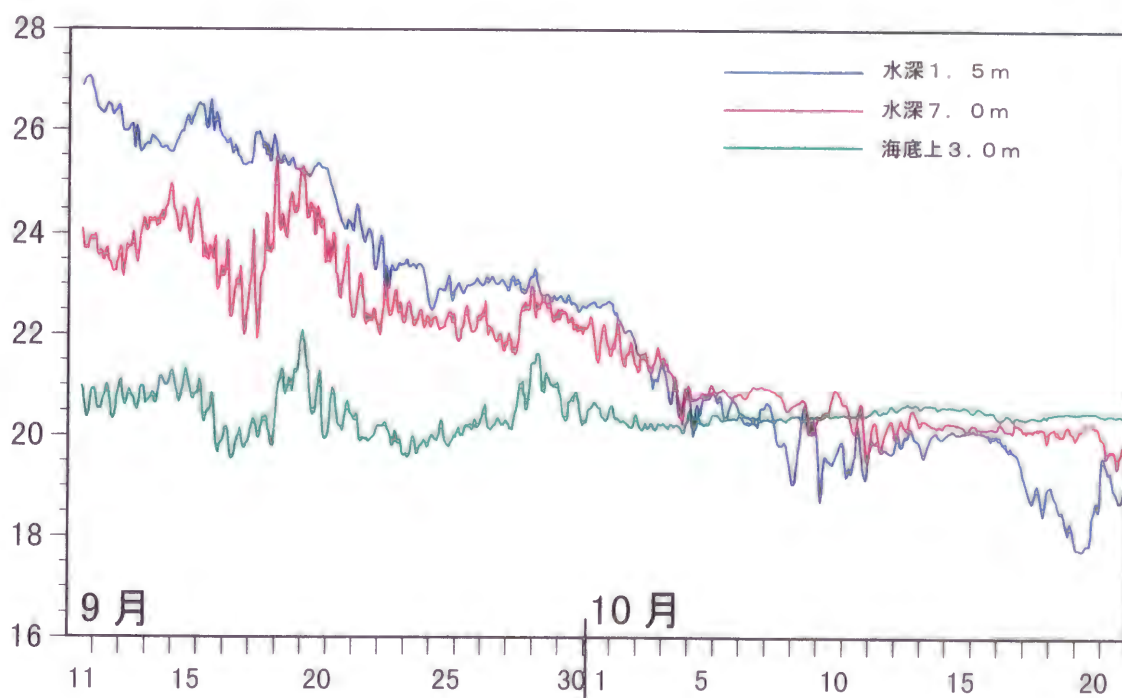


図-5.4.2(b) 測点D表層における南北（左）、東西（右）成分の観測流速及びエネルギースペクトル

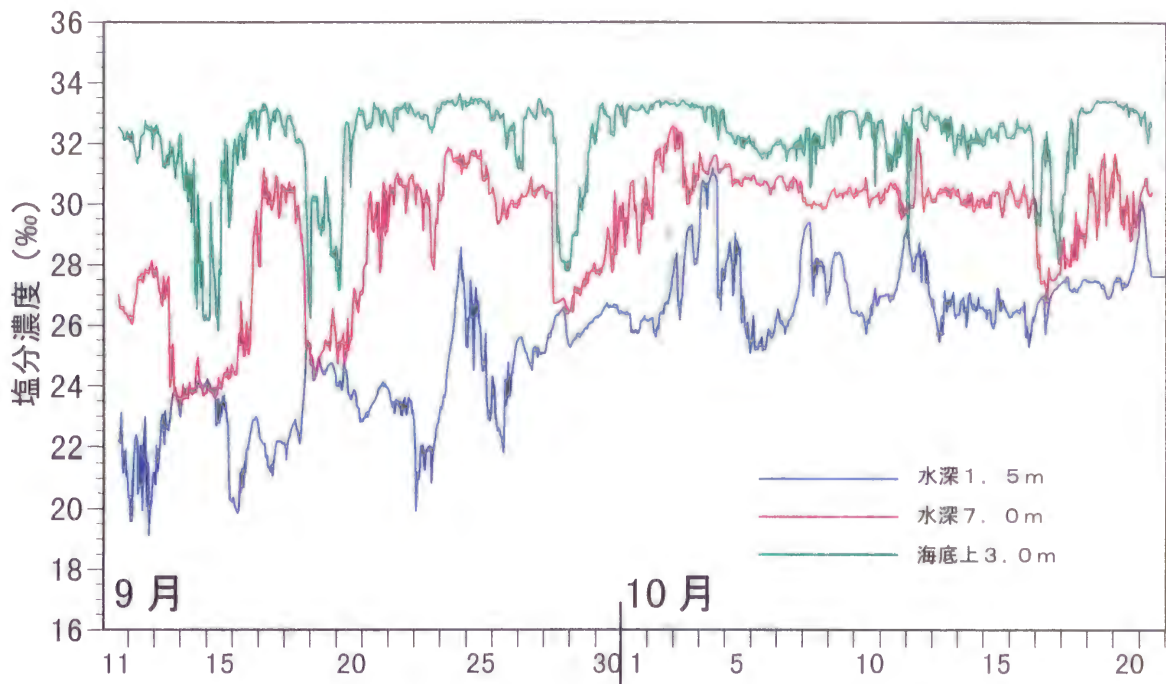


東京湾奥部水温変化（実測値）

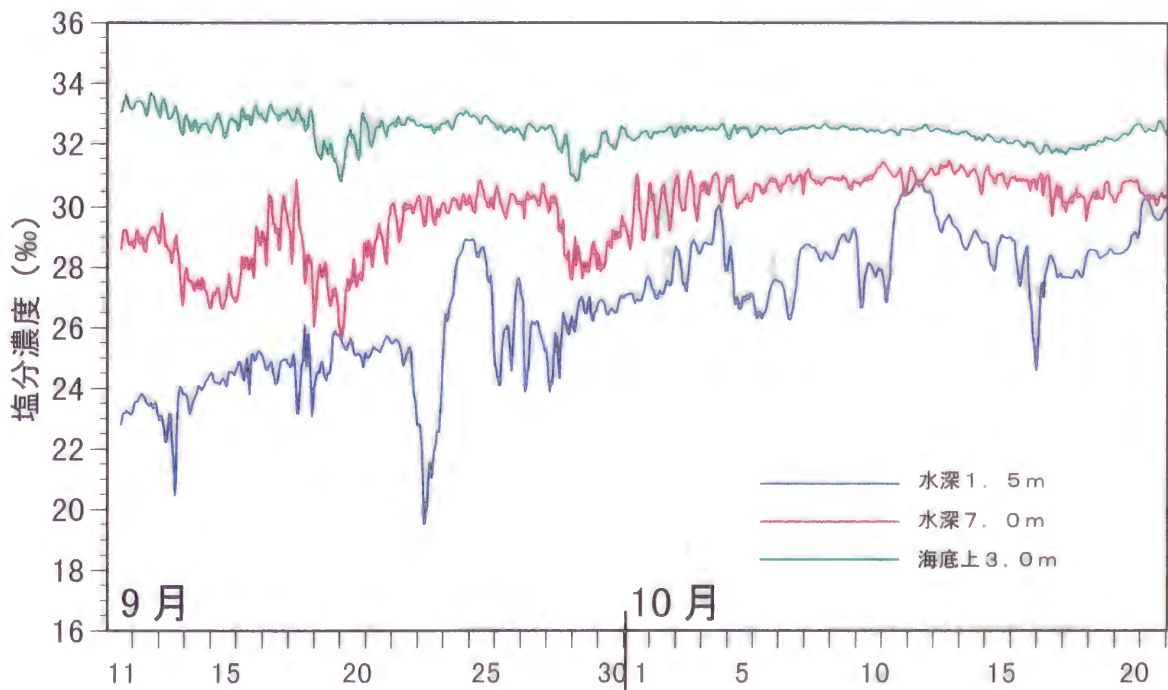


東京湾奥部水温変化（計算値）

図－5. 4. 3 地点Aにおける水温変化の実測値と計算値の比較



東京湾奥部塩分濃度変化（実測値）



東京湾奥部塩分濃度変化（計算値）

図－5．4．4 地点Aにおける塩分濃度変化の実測値と計算値の比較

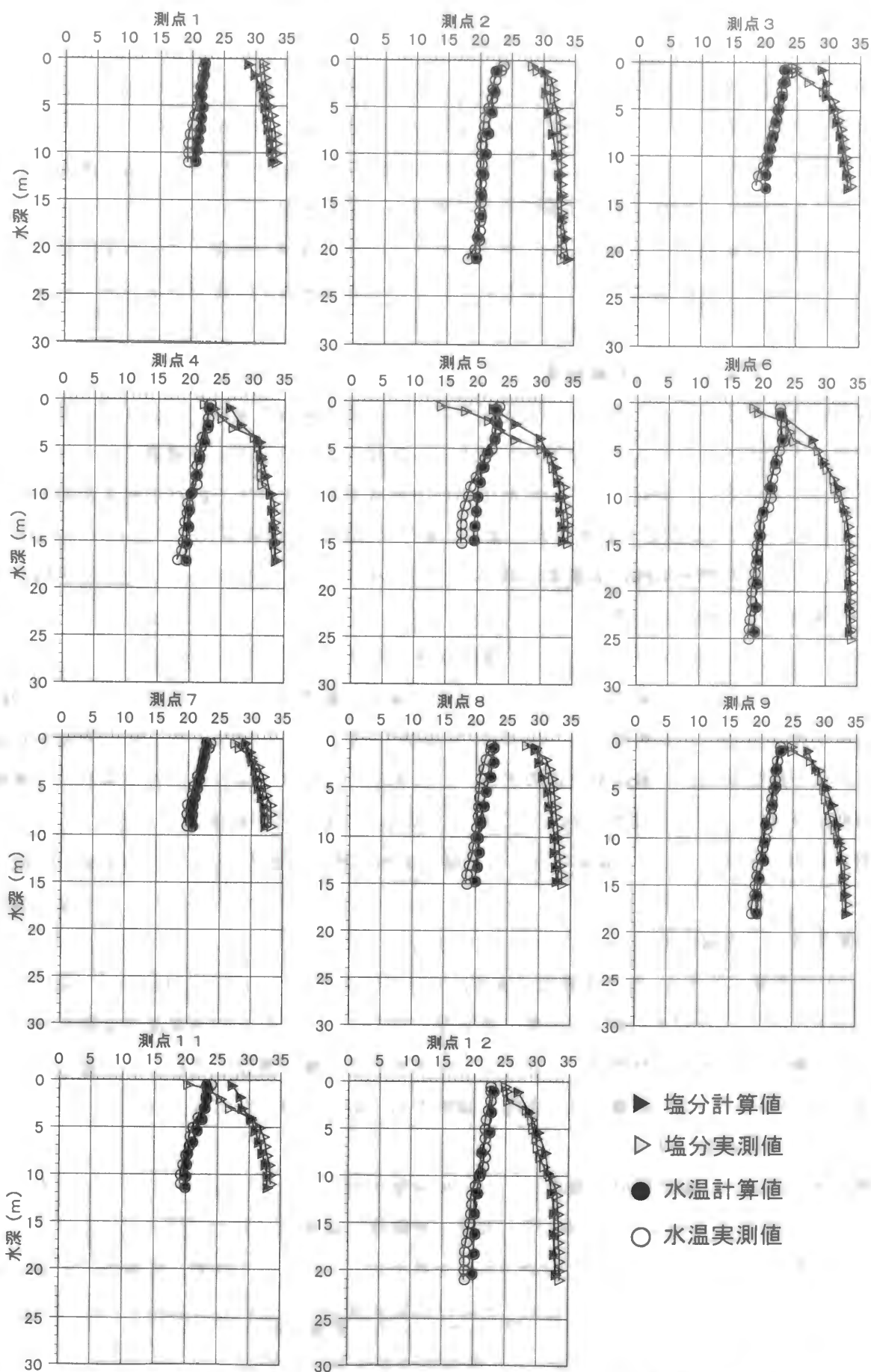


図-5. 4. 5 9月25日の多点観測値の鉛直分布と計算値の比較

持った水温・塩分の鉛直分布観測結果（環境庁 1990）と計算値との比較を行い、湾全体の流動及び水質変化が適切に再現されているかを検討する。一例として、1989 年 9 月 25 日の多点観測結果との比較を図-5. 4. 5に示す。各々の観測点における水温・塩分の観測値の鉛直分布と計算結果を比較すると、計算結果は湾全域において観測値を良く再現していることを示している。特に、測点 5、6 においては、荒川からの淡水流入により水面近くの塩分濃度が低くなるが、この影響による強い鉛直成層構造が計算によっても再現されている。

以上の再現計算結果より、潮汐、河川流入、気象によって複雑な影響を受ける東京湾における湾内水の流動及び水質変化について本モデルにより正確な解析が可能であることが示された。

5. 4. 4 青潮発生時の計算結果

青潮発生時の現場観測より湧昇流の発生要因として、離岸風（北東風）により引き起こされる吹送流（水表面で沖合いへ向かう流れが発生し、底層では、この流れを補償するために岸に向かう流れが発生する）に起因して鉛岸部において鉛直方向に上昇する流れが発生することのみならず、海面冷却に起因する鉛直混合促進の相乗作用の存在が示唆されている（竹下ら 1993）。

ここでは、まず青潮発生時の水質測定結果について検討すると共に、これに対応する時点における計算結果と比較検討を行う。

湾奥付近 A 点での流速及び水温・塩分の連続観測の期間中であること、また、9 月 27 日と 10 月 3 日には、公共用水域水質測定が行われており、種々の観測値が入手可能なことから、1989 年に発生が報告されている青潮のうち 9 月 24 日及び 10 月 2 日から始まった 2 回の青潮を対象に、これらの観測結果と計算結果を比較することにする。9 月 23、24 日にかけて発生した青潮は小規模、また、10 月 2 日午後から 4 日にかけて発生したものは中規模であった。

青潮が発生した 9 月 24 日、10 月 2 日には、発生要因と考えられる 5m/s 以上の北風が連続的に吹いている（図-5. 3. 2）。図-5. 4. 3(a)、4(a)に示した A 点における水温・塩分の連続観測値は、表層水温が 9 月 23 日から 24 日にかけては約 2℃、10 月 2 日から 4 日にかけては約 3℃の急激な低下を、また表層塩分濃度については 9 月 23 日から 24 日にかけて約 7‰、10 月 2 日から 5 日にかけては約 5‰の急上昇を示している。これら 2 回の青潮現象発生時に共通している顕著な水質変化特性は、上述のように水温低下と塩分濃度上昇という表層での変化が急激であるのに対して、底層では、水温・塩分ともに変化がほとんど見受けられない点である（図-5. 4. 3(a)、4(a)）。

計算結果を見ると、実測値ほど急激ではないが表層水温で 9 月 23 日から 24 日にかけては約 1℃、10 月 2 日から 4 日にかけては約 2℃の低下、表層塩分濃度で 9 月 23 日から 24 日にかけて約 6‰、10 月 2 日から 4 日にかけては約 4‰の上昇を示しており、この間、底層では水温・塩分ともほとんど変化していない点を含めて良好な再現結果を示している（図-5. 4. 3(b)、



図-5. 4. 6 (a) 溶存酸素濃度の水平分布（表層における測定値 1989 年 9 月 27 日）
（公共用水域水質測定結果より、単位 mg/l）



図-5.4.6(b) 溶存酸素濃度の水平分布(表層における測定値 1989 年 10 月 3 日)
(公共用水域水質測定結果より、単位 mg/l)



図-5.4.6(c) 溶存酸素濃度の水平分布(底層における測定値 1989 年 9 月 27 日)
(公共用水域水質測定結果より、単位 mg/l)



図-5.4.6(d) 溶存酸素濃度の水平分布 (底層における測定値 1989 年 10 月 3 日)
(公共用水域水質測定結果より、単位 mg/l)



図-5.4.7(a) 塩分濃度の水平分布 (表層における測定値 1989 年 9 月 27 日)
(公共用水域水質測定結果より、単位 ‰)

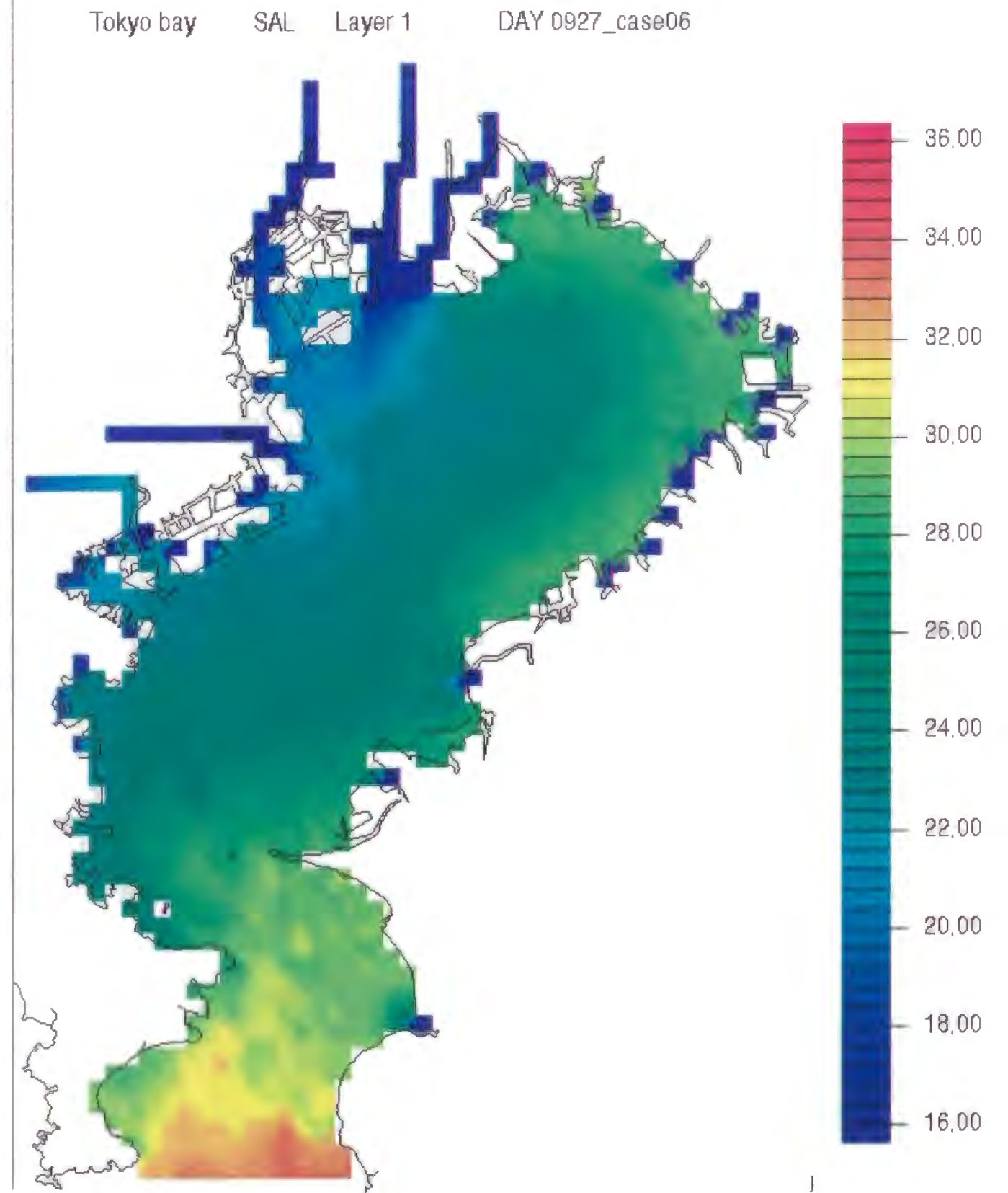


図-5. 4. 7 (b) 塩分濃度の水平分布 (表層における計算値 1989 年 9 月 27 日)
(単位‰)



図-5. 4. 7(c) 塩分濃度の水平分布 (表層における測定値 1989 年 10 月 3 日)
(公共用水域水質測定結果より、単位‰)

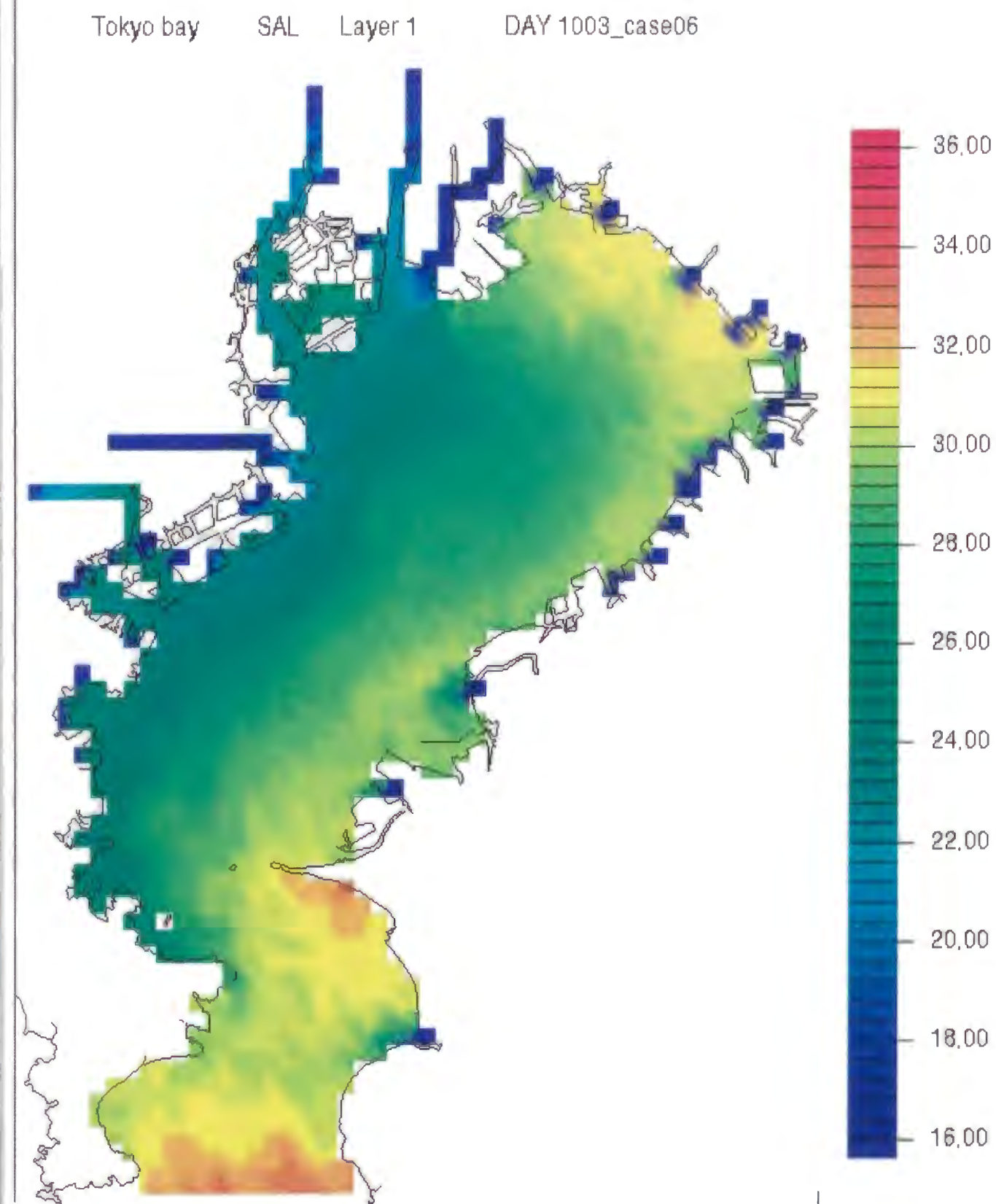


図-5. 4. 7(d) 塩分濃度の水平分布 (表層における計算値 1989 年 10 月 3 日)
(単位‰)



図-5. 4. 8(a) 塩分濃度の水平分布 (底層における測定値 1989 年 9 月 27 日)
(公共用水域水質測定結果より、単位‰)

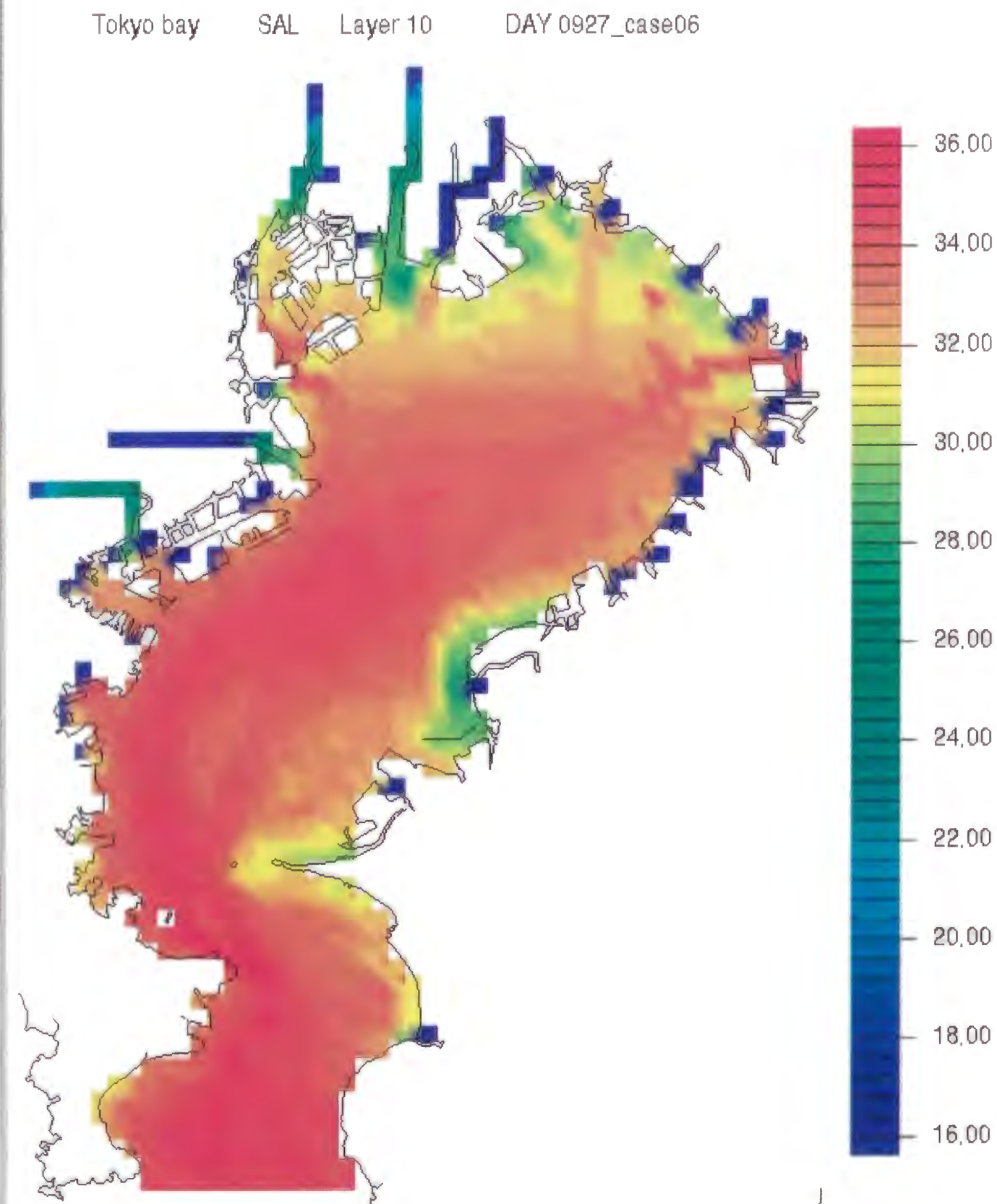


図-5. 4. 8 (b) 塩分濃度の水平分布 (底層における計算値 1989 年 9 月 27 日)
(単位‰)



図-5. 4. 8(c) 塩分濃度の水平分布(底層における測定値 1989 年 10 月 3 日)
(公共用水域水質測定結果より、単位‰)

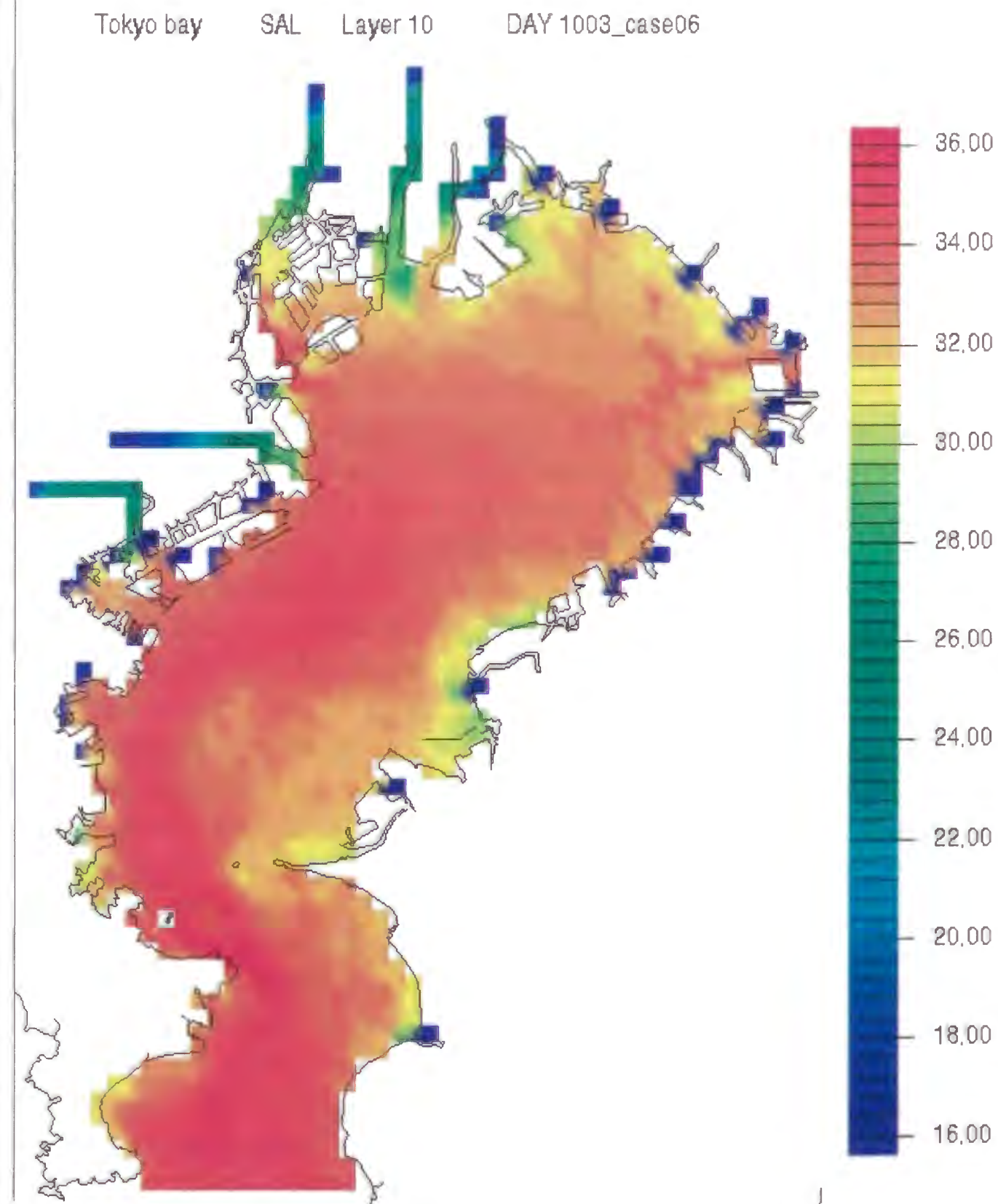


図-5. 4. 8 (d) 塩分濃度の水平分布 (底層における計算値 1989 年 10 月 3 日)
(単位‰)

4(b))。

A点(図-5.3.1)における連続観測に加えて10月2日の青潮発生をはさんで9月27日及び10月3日に行われた公共用水域水質調査によって得られた表層と底層における溶存酸素の測定結果を比較すると(図-5.4.6(a)~(d))、湾奥部表層で9月27日には10mg/l程度あった溶存酸素(図-5.4.6(a))が10月3日には3mg/l以下に低下する(図-5.4.6(b))と共に、底層においては溶存酸素の最も低い場所が湾奥部の千葉沿岸まで移動している(図-5.4.6(c)、(d))ことが見て取れる。

塩分濃度については計算を行っているので、溶存酸素と同時に9月27日と10月3日に測定された実測値とこれに対応する計算値について比較検討することにする。実測値からは9月27日の表層塩分濃度は湾奥部の測定点において全体に25~26‰程度であったことが分かる(図-5.4.7(a))が、計算値からは、湾の中央部に河川からの流入の影響と考えられる22~26‰の比較的低い塩分濃度分布が見られ、千葉側沿岸の湾奥部においては実測値より若干高めの26~28‰の値が見られる(図-5.4.7(b))。計算による表層塩分濃度は実測値と比較して若干の相違はあったが、図-5.4.7(b)中で25‰と示されている位置は、測定値の水平分布(図-5.4.7(a))中で25‰程度と測定された位置とほぼ一致している。10月3日における表層塩分濃度の実測値(図-5.4.7(c))からは、湾の西北部から東側の湾奥部にむけて26‰から32‰以上にまで濃度が高くなっていく分布が見て取れる。計算値(図-5.4.7(d))も実測値を分布形状、濃度共に非常に良く再現しており、湾奥部において32‰以上の高塩分濃度水塊が9月27日から10月3日までの期間中に表層に現れたことが理解できる。

底層塩分濃度の実測値からは9月27日(図-5.4.8(a))に貧酸素水塊(図-5.4.6(c))が存在したのと同じ場所に33‰以上の高塩分濃度水塊が見られる。計算も同様の結果(図-5.4.8(b))を示した。10月3日になると、湾奥部の底層において全体的に塩分濃度が上昇し(図-5.4.8(c)、(d))、溶存酸素の変化から推定できる結果と同様に底層における湾奥部に向かう流れの存在を示唆する結果となった。

10月3日の観測結果に示された湾奥部の表層における貧酸素かつ高塩分濃度の水塊の出現は青潮現象の発生に他ならない。今回の計算では溶存酸素の変化の観点からモデル計算結果と実測値を直接比較することはできないが、水温・塩分の良好な再現結果は(図-5.4.3、4、5、7、8)、貧酸素かつ高塩分濃度の水塊が10月3日の観測結果(図-5.4.6(b)、5.4.7(c))で湾奥部表層に現れた際に生起した流動及び拡散過程をモデル計算が正確に再現していることを示している。

ここで、この流動及び拡散過程について検討するため10月3日における流動及び鉛直渦動拡散係数に関する計算結果を示す。図-5.3.1のB-B断面での10月3日における残差流計算結果からは下層で湾奥に向かい上層で湾口に向かう2層流が形成され(図-5.4.9(a))、

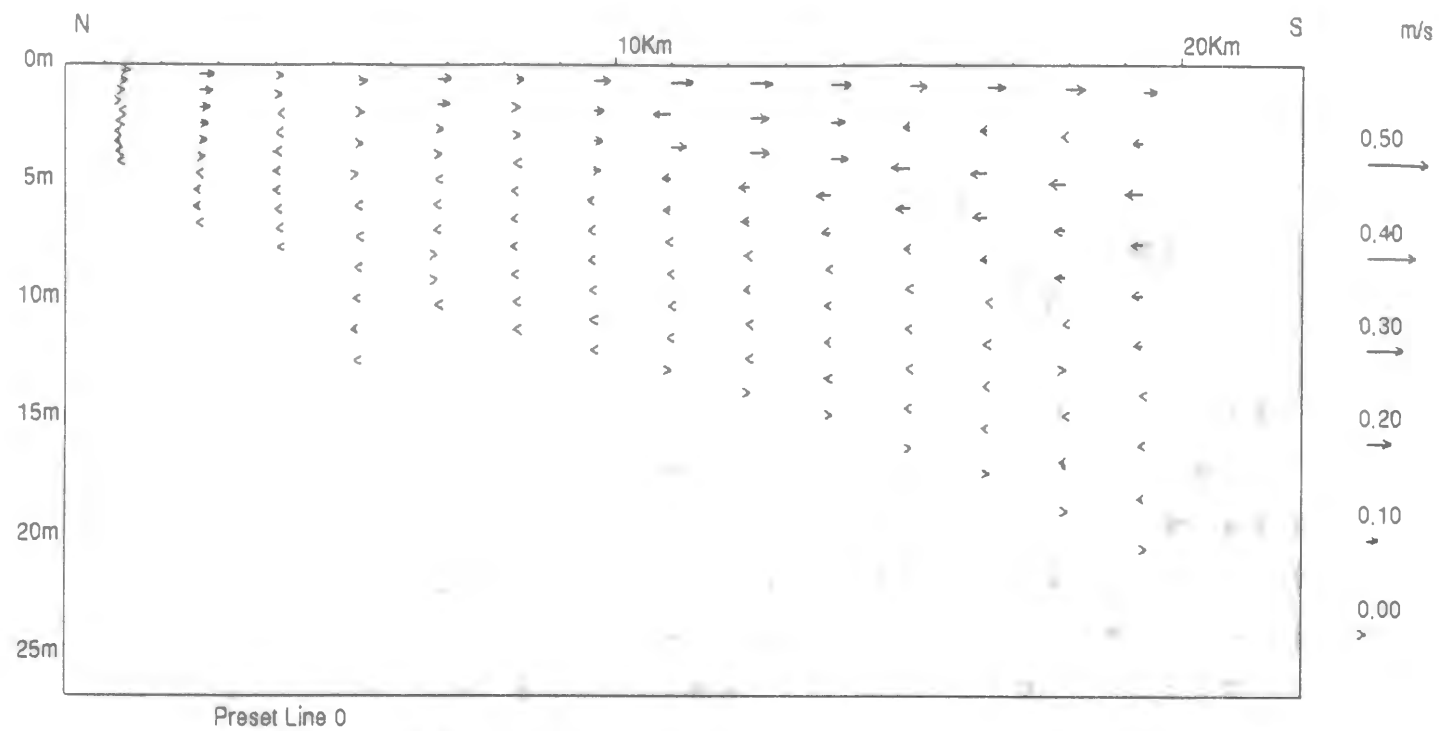


図-5. 4. 9 (a) 10月3日のB-B断面での水平流速分布

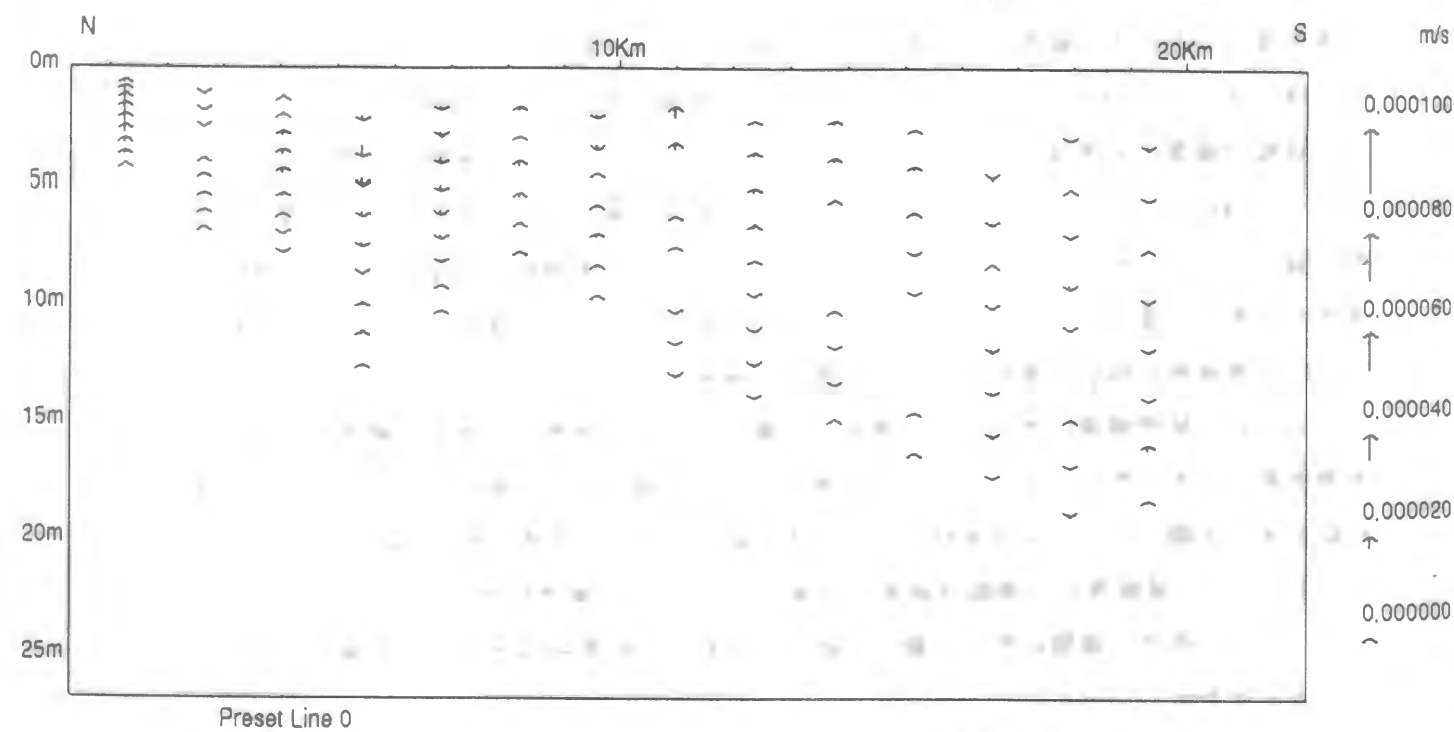


図-5. 4. 9 (b) 10月3日のB-B断面での鉛直流速分布

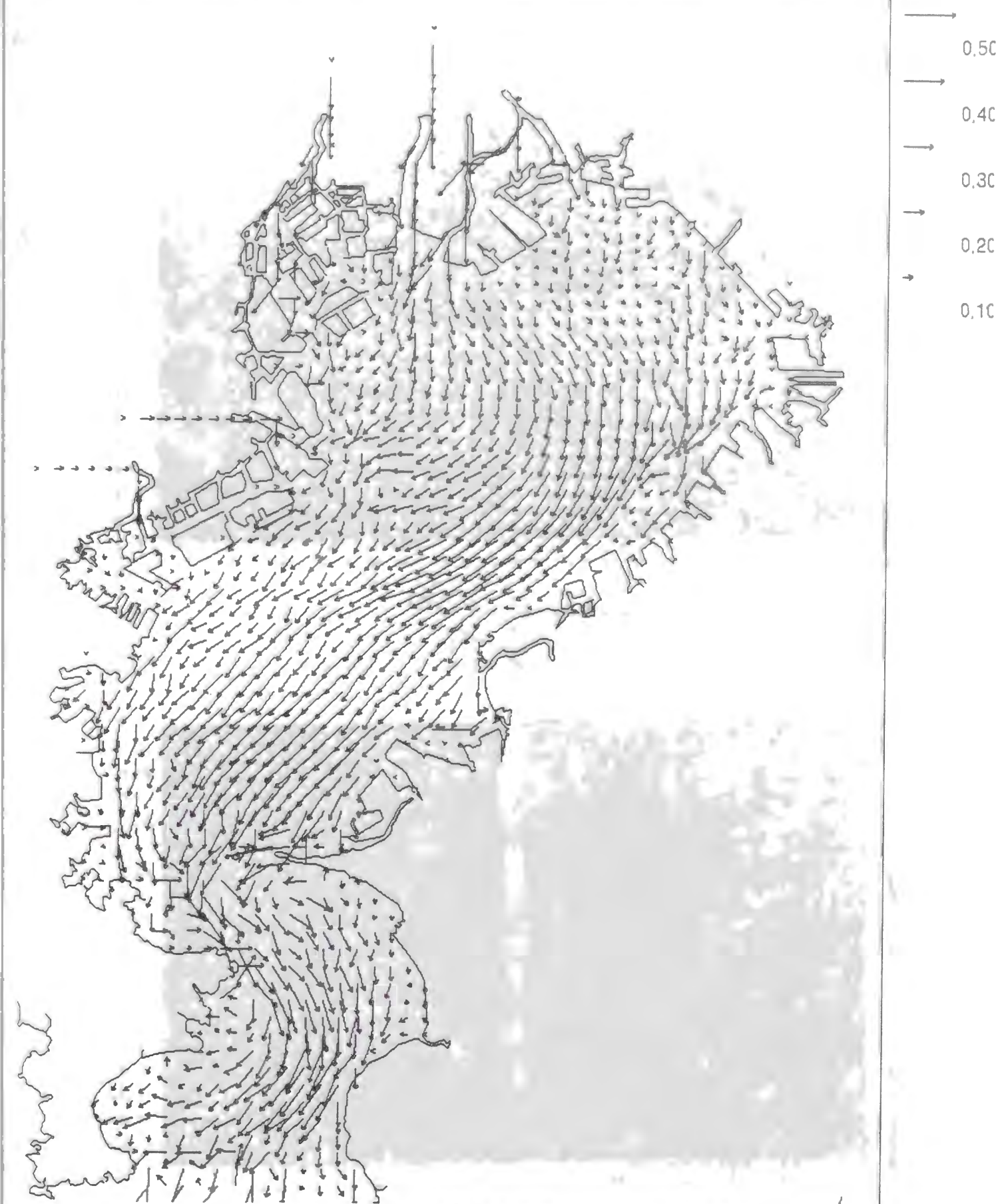


図-5. 4. 10 (a) 10月3日の表層における水平流速分布

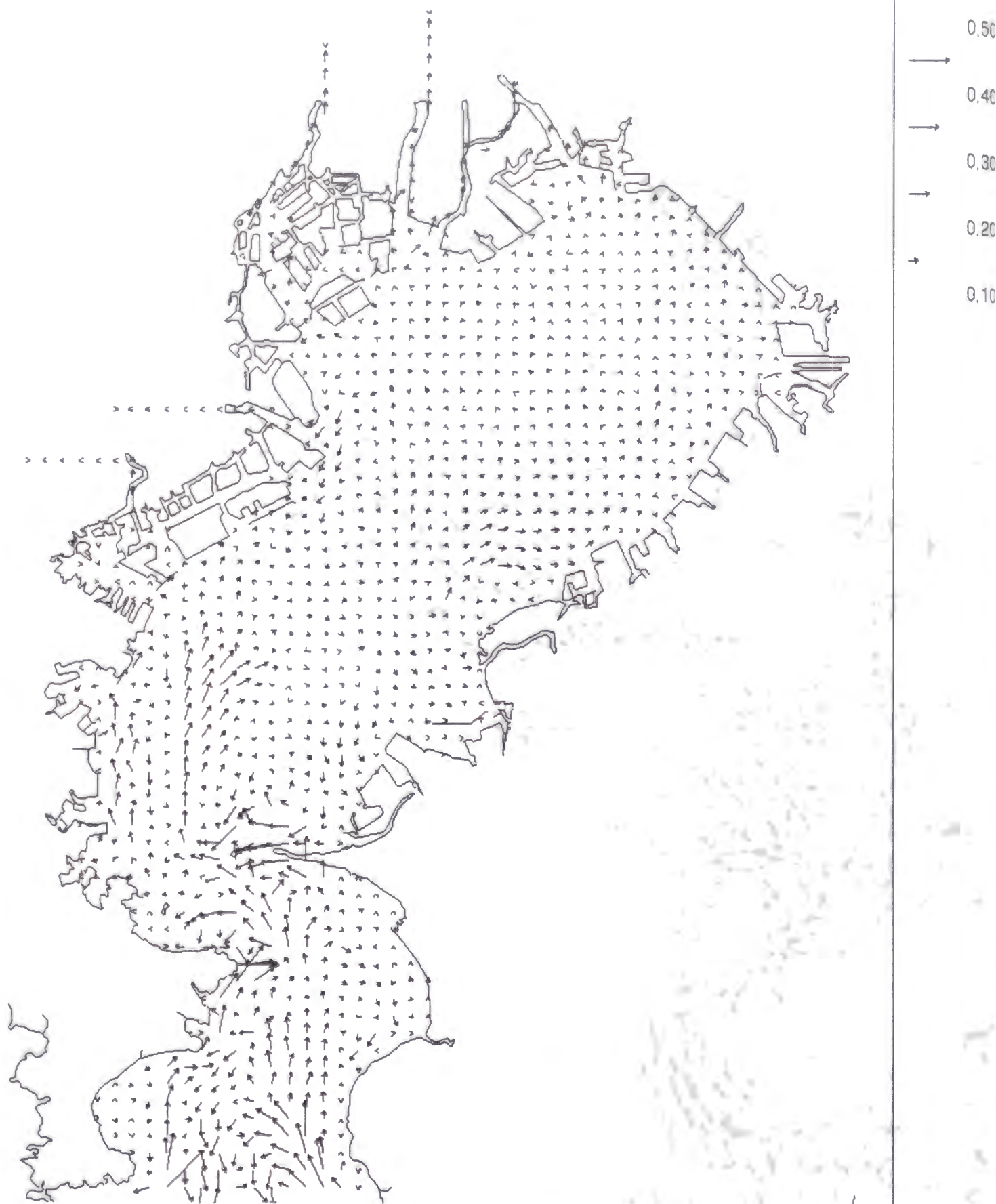


図-5. 4. 10 (b) 10月3日の底層における水平流速分布

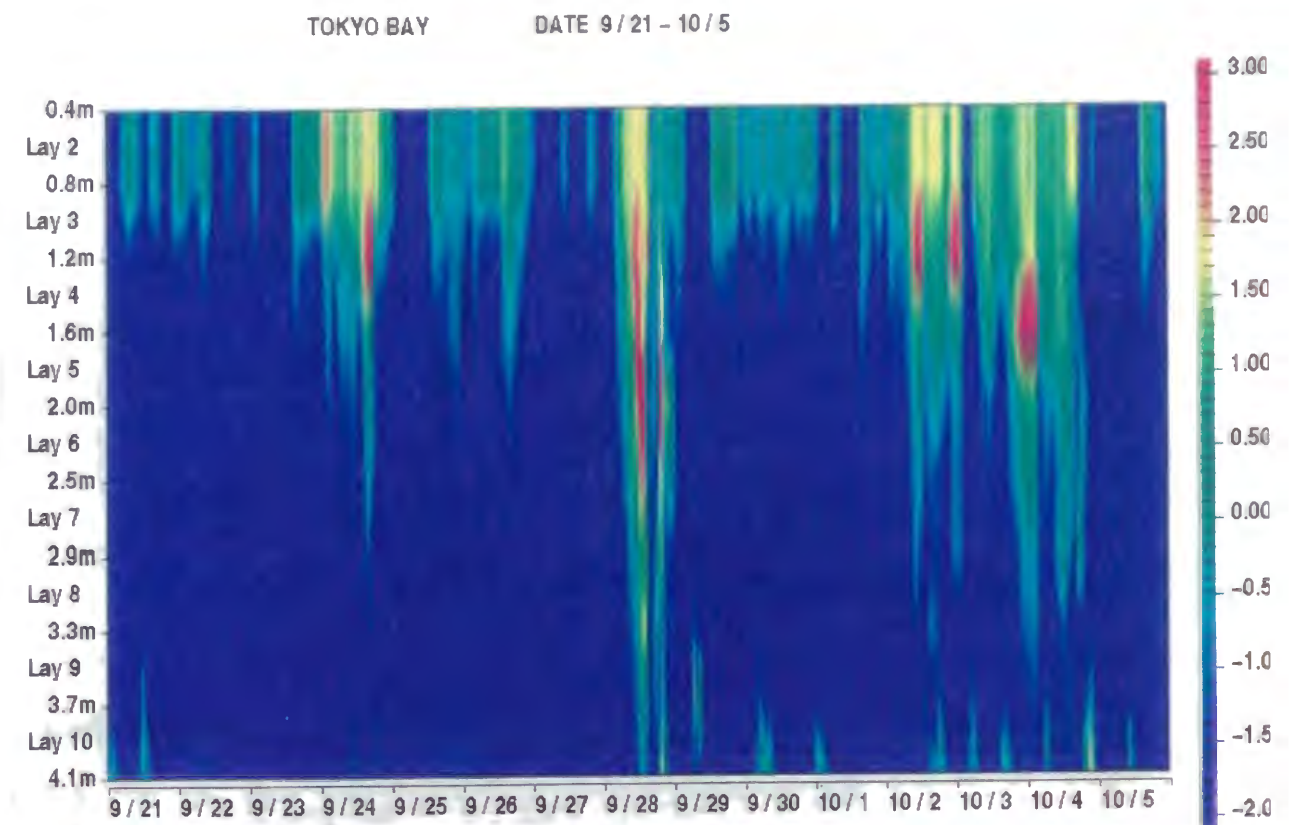


図-5. 4. 11 C点における鉛直渦動拡散係数 K_H の変化

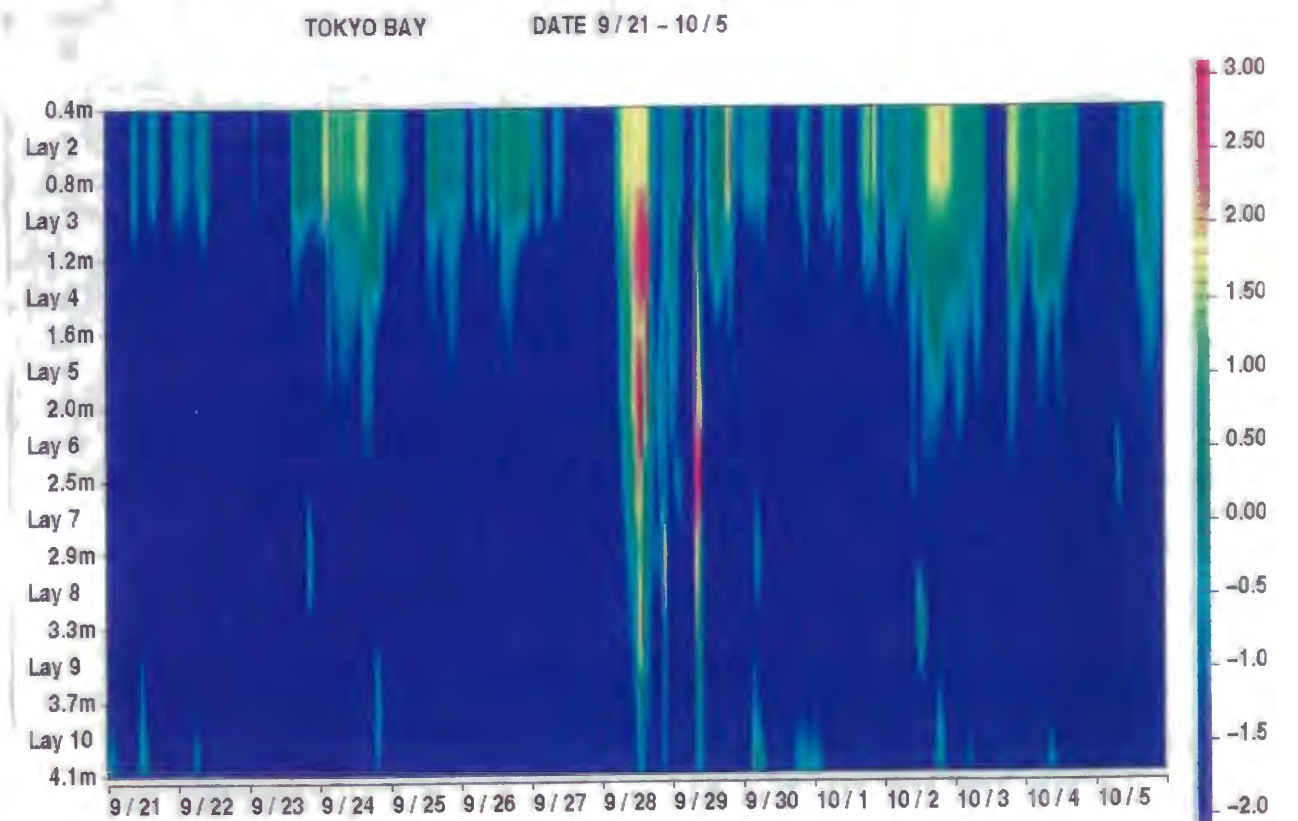


図-5. 4. 12 北風に伴う冷却を無くした場合のC点における鉛直渦動拡散係数 K_H の変化

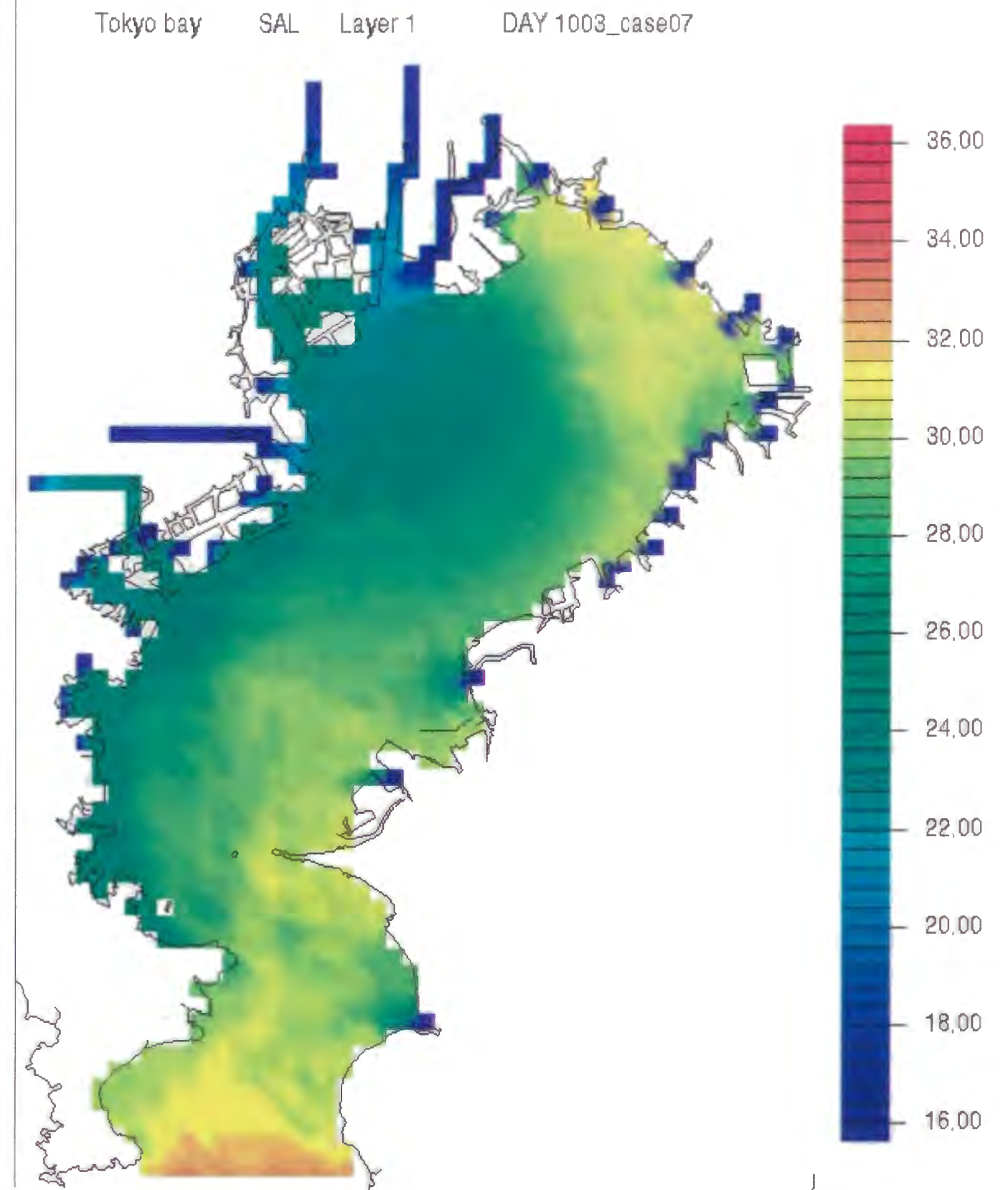


図-5. 4. 13 冷却を無くした場合の10月3日の表層塩分濃度の水平分布
(単位‰)

その結果、湾奥に強い上昇流が発生していることが見て取れ（図－5. 4. 9(b)）、B-B断面において鉛直循環流が形成されていることが示されている。水平流速の第1層及び第7層グリッドでの計算結果の水平分布からも千葉県側湾奥部において、表層水（第1層）が時計回りの回転をしながら東岸に沿って南に流下し、底層水（第7層）は湾の東岸に沿って北上し流れる様子が示されている（図－5. 4. 10(a)、(b)）。東岸に沿う表層の南下流は田中ら(1997)による計算でも再現されているものと同様のものと考えられる。10月3日の流動計算結果からは特に東岸において顕著な表層における南下流、底層における北上流が存在し、湾奥部において上昇流が発生することが示された。

湾奥部表層において10月3日に出現した高塩分貧酸素水塊は上昇流のみならず鉛直混合の増大を伴って起こったと考えられることから、湾奥部沿岸の点C（図－5. 3. 1）において計算された鉛直渦拡散係数 K_H の水深方向分布の9月21日から10月5日までの経時変化（鉛直渦動拡散係数 K_H (単位 cm^2/s) の変化を $\log(K_H)$ で表示）を見ると南北方向の風に応答して変化していることが示されている。すなわち鉛直拡散係数は北風が強くなり青潮が発生した9月24日、10月2日から10月4日（図－5. 3. 2）に著しく（他の日の10～100倍以上）増大している（図－5. 4. 11）。また、強い南風が吹いた9月28日にも水柱全体にわたっての激しい増大（鉛直拡散係数は他の日の100～10000倍以上）が見られ、湾奥部において南北方向の風に伴い鉛直混合が促進されることを示唆している。

これらの結果を総合すると青潮現象を引き起こす物理過程として以下のことがモデル計算により示される。すなわち、北偏風により湾奥部においては表層水が沖に向かう流れが生起し、これを補償する岸向きの流れが底層部に起きる。このため、貧（無）酸素底層水が千葉県側の東京湾奥へと流れ、湾奥における強い上昇流と増大した鉛直拡散により千葉県側の東京湾奥の水柱全体の水質が急激に底層水質によって置き換わる過程である。

5. 4. 5 東京湾奥部における成層破壊に与える海面冷却の効果検証計算結果

東京湾奥部における青潮発生への海面冷却に起因する鉛直混合促進の影響を確認するため、数値実験を行った。まず、海面冷却の効果を評価するため、実際には9月21日以降低下した気温及び日射量をそのまま一定値として計算を行った。風向風速については変化させていないため湾奥部における流動パターンには有意な差は現れなかったが、海面冷却の効果が抑制されたため、北風時（9月24日、10月2日から10月4日）の鉛直渦動拡散係数は1/10～1/100のオーダーに減少し（図－5. 4. 12）、鉛直混合が促進されないため、10月3日の湾奥部における表層塩分濃度は現況再現計算結果（図－5. 4. 7(d)）に比べ1%程度下がる結果（図－5. 4. 13）となった。これは、底層無酸素水塊の表層への湧昇をも抑制し青潮の規模に影響を与えると考えられることから、海面冷却の重要性を示す結果となった。

5. 5 考察

青潮発生時には湾奥部において強い上昇流と鉛直拡散の増大が発生していることが計算結果から示された。計算結果からは、北風或いは南風が吹くと湾奥部においては表層と底層で逆向きの流れが生起し、鉛直方向に水平流速勾配が増加しこれに応じて鉛直拡散係数が増大する(図-5. 3. 2、5. 4. 11)ことが理解できる。

しかし、風向きによって湾奥部の水柱に現れる影響は全く逆の結果となる。風向風速の経時変化(図-5. 3. 2)とA点における水温・塩分の実測値の経時変化(図-5. 4. 3~4)について見ると北風が卓越していた9月24日、10月2~4日、10月8日、10月12日は先述したようにいずれも表層水質が急激に変化し(水温低下、塩分上昇)底層水質はほとんど変化しないのに対して、南風が卓越していた9月15日、19、20日、28、29日、10月17日には、この逆で底層水質が急激に変化し(水温上昇、塩分低下)表層水質の変化は比較的少ない様子が記録されている。これら変化特性は計算結果(図-5. 4. 3~4)にも再現されている。

千葉県側の東京湾奥を一つのコントロールボリュームとして考えると上に述べた水質変化を引き起こした物理過程がわかりやすくなる。すなわち、北風の際には、表層水がこの領域から沖合いに流出し、それに応じて底層水が沖合いからこの領域に流入してくることになる。湾奥部は、特に南北方向の風の際に鉛直拡散係数 K_H が高くなる傾向があり(図-5. 4. 11)鉛直混合が促進される。北風の際には、表層水の流出、底層水の流入という移流による効果に加えて増大した鉛直混合の結果、湾奥部における全水柱の水質は鉛直混合直前の底層水質が支配的になる。これが今回のモデル計算から帰納的に導かれる青潮発生に必要な物理的機構である。

逆に南風の場合は、湾奥部領域に対して表層水が流入、底層水が流出という流動特性になることが計算結果から見て取れる(図-5. 4. 14)。このため、南風によって北風の場合同様に鉛直拡散係数が増大し(図-5. 4. 11)、鉛直混合が促進されるが、湾奥部の全水柱の水質は表層水質が支配的になる(図-5. 4. 3~4)。9月24日から25日にかけての青潮が小規模で終わったのも、翌26日には南東風が吹いたため、沖合い表層に存在する溶存酸素濃度が比較的高い水塊が湾奥部に流入し、貧酸素状態が短期間で解消したためであると考えられる。

この様に東京湾奥部にとって南風は鉛直混合の促進による底層への酸素供給も行っており、青潮を解消する役割を果たしていると考えられる。既に述べた様に、9月28日の強い南風の際には湾奥のC点(水深4.1m)では水柱全体に鉛直渦動拡散係数 K_H の増大が確認され(図-5. 4. 11)、水柱全体にわたる鉛直混合が示唆された。これに対して、水深の大きい地点での鉛直渦動拡散係数の変化からは9月28日の様な強い南風の際においても鉛直渦動拡散係数の

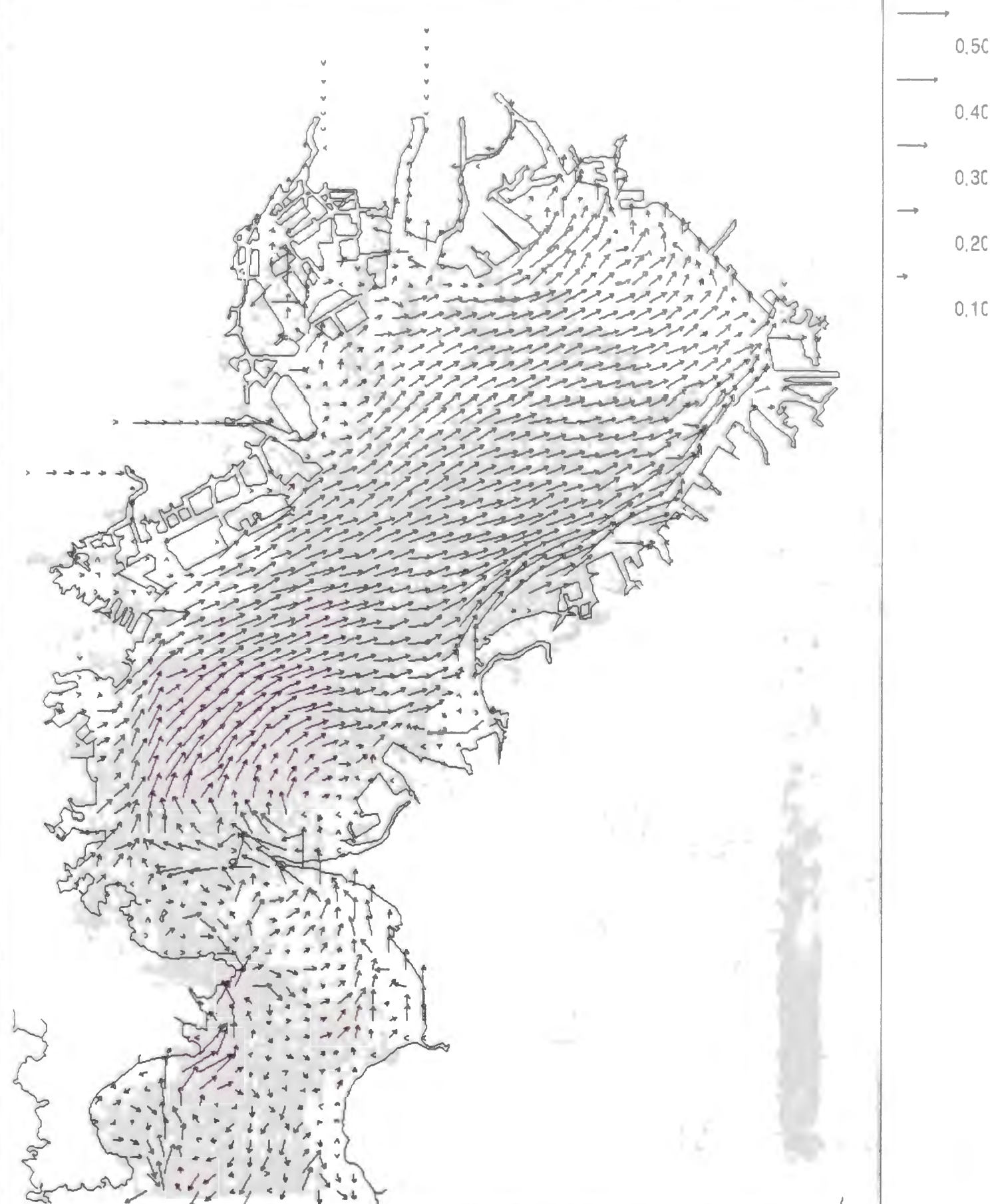


図-5. 4. 14 (a) 9月28日(南風時)の表層における水平流速分布

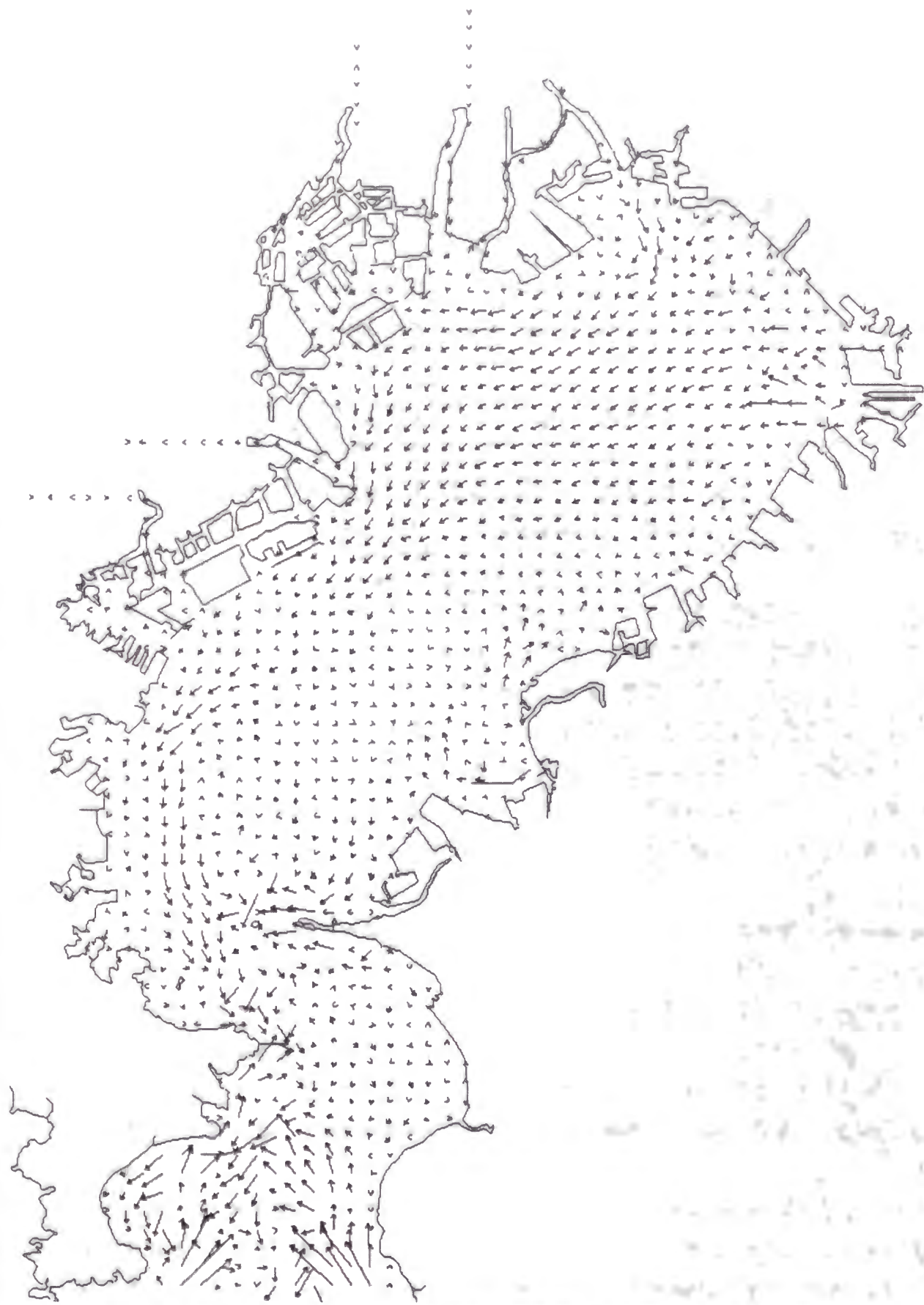


図-5.4.14(b) 9月28日(南風時)の底層における水平流速分布

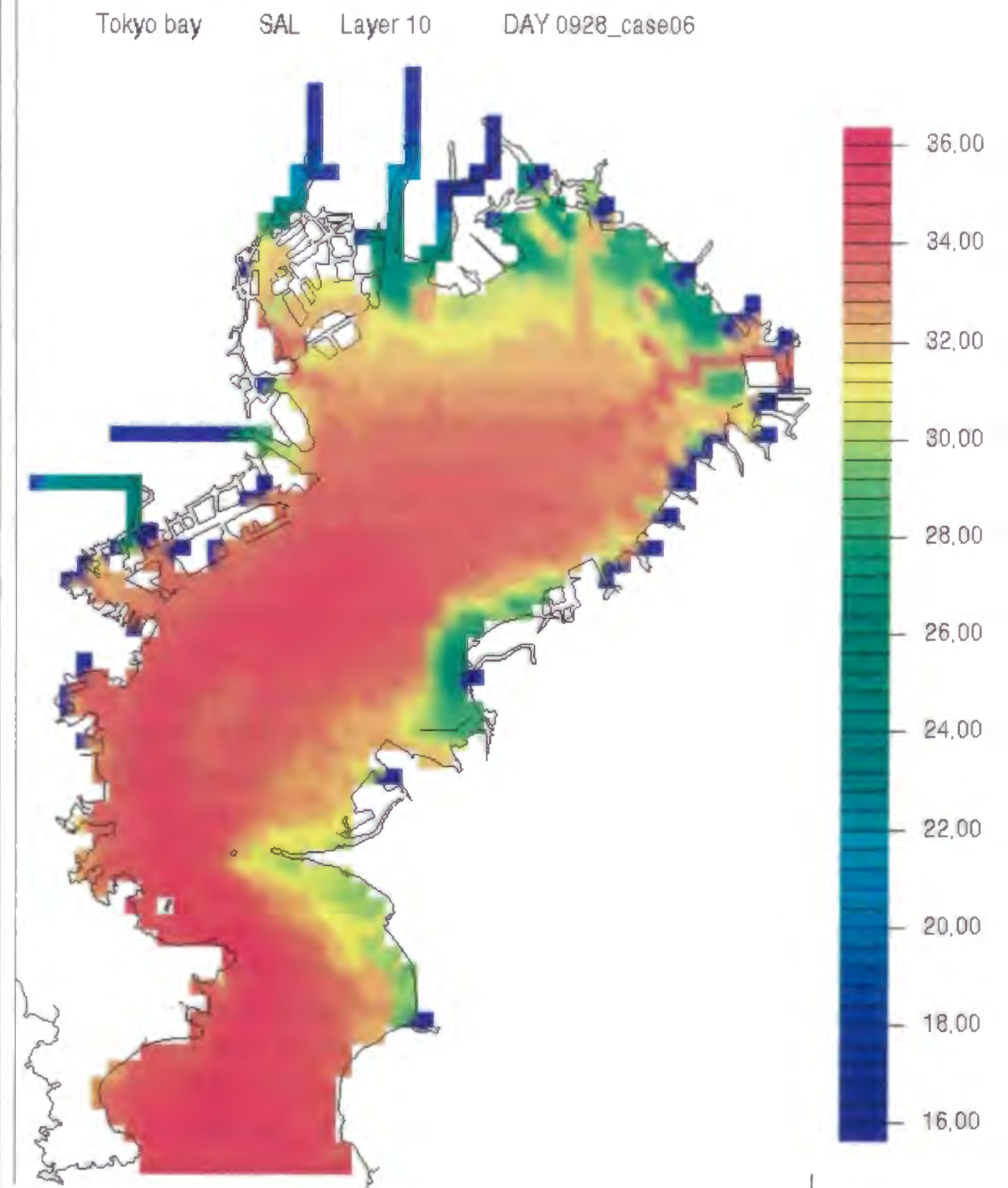


図-5.4.15 9月28日の底層塩分濃度計算値(単位‰)

顕著な増大が見られたのは水深約 10m までであった。この結果は成層期においても湾奥部で水深 10m 程度までは南風が吹くことで鉛直混合が促進され、表層より溶存酸素の供給が行われることを示し、また逆に湾奥部において水深が 10m 以上となる場所においては、成層期には底層にまで混合が起こらず貧酸素化しやすいことを示しており、このことは青潮のそもそもの原因となる底層における無酸素水塊の発生位置を規定すると考えられる。実際、9 月 27 日の底層における溶存酸素濃度の測定値（図－5. 4. 6(c)）のうち 1.0mg/l 以下となっている点は何れも水深が 10m 以上となっている。成層期における流動及び鉛直混合の影響を溶存酸素変化同様に受ける塩分濃度について、強い南風が吹いた 9 月 28 日の底層での計算値（第 10 層における計算値）の分布を図－5. 4. 15 に示す。底層塩分濃度が低下しているのは主に水深の浅い湾奥部の沿岸においてであり、千葉、船橋航路や浚渫による窪地部分では鉛直混合が底層までには至らず塩分濃度が高いままであることが示されている。図中の塩分濃度が 32‰以上の値を示す箇所は水深 10m 以上の箇所に対応しており無酸素水塊が発生する可能性の高い箇所と考えられる。

北風時に気温・日射量が低下しなかったと仮定したシミュレーションからは海面冷却効果が無いことによる鉛直混合の抑制が示された（図－5. 4. 7(d)と 5. 4. 13 及び図－5. 4. 11 と 5. 4. 12）。東京湾では、秋期において北風が吹く場合の気象条件は低気圧が支配的でこのため日射量が減少し同時に気温も低下することが多い。今回の計算期間である 10 月 2 日からの青潮発生時においても、北風と同時に気温及び日射量の測定値の低下が認められている。測定値をそのまま用いた現況再現計算（図－5. 4. 7(d)、5. 4. 11）と比較するため気温及び日射量を低下させないで計算したシミュレーションでは、青潮が観測された 10 月 3 日、湾奥部の千葉県側沿岸において鉛直渦動拡散係数が現況再現計算に比べて減少し（図－5. 4. 12）、表層での塩分濃度の上昇は抑制された（図－5. 4. 13）。このシミュレーション結果からも見られるように海面冷却は湾奥部の特に青潮が良く観測される千葉県側沿岸において鉛直混合に重要な役割を果たしていることが評価された。

以上述べたように計算を通して風向・風速の変化に起因する東京湾奥での流動、鉛直混合及びこれらに起因する水質変化についての知見が得られ青潮が起こる際の条件が明らかになった。しかし、計算期間を通して例えば 10 月 8 日、12 日などは北風が卓越し、計算結果からは千葉県側の東京湾奥で塩分濃度が上昇する青潮現象発生時の様子が再現されている（図は割愛する）が、青潮現象は報告されていない。この理由としては、9 月初旬には表層と底層で水温差が 6℃、塩分濃度差が 12‰程度あった成層が徐々に破壊され、水温差がほぼ解消し、塩分濃度も 4‰程度の差となり、鉛直混合に先立ち、底層における無酸素状態が解消されていたためと考えられる。青潮現象は、成層化により嫌気化した底層水が風による成層破壊と鉛直混合促進で表層に現れて起こる現象であると考えられる。このため、北風によって青潮発生時と同様

な流れ及び鉛直混合が起こったとしても底層における貧酸素状態が解消されていれば青潮として現象が顕在化するわけではない。このため、青潮発生機構を検討する場合、本研究で試みた成層破壊により青潮発生に至る物理過程についての解析が重要であるとともに、成層が進行し底層水が嫌気化する過程についても同時に解析することが貧酸素化を伴う青潮の発生を予測するために必要であり、今後の課題である。

5. 6 まとめ

河川からの淡水流入、湾口での潮汐及び外洋からの高塩分・高水温海水の流入、海面での熱移動と風による応力の影響を受け複雑な流動を呈する内湾における流動を3次元の流動モデルを用いて解析し、特に東京湾において夏から初秋にかけてしばしば観測され、内湾生態系にとっても重要な現象である青潮現象発生のメカニズム解明を試みた。5章においては、湾が成層し、底層において貧（無）酸素化が進んだ水塊が移流と鉛直混合により水柱水質を支配することで青潮現象が起こること、またその際の湾内の流動特性、またこの様な流動を生起させた気象条件（北偏風、気温、日射量低下）を明らかにした。今回適用したモデルは水質項目として水温、塩分のみを考慮しており、底層において酸素が欠乏する過程や青潮現象特有の着色については解析していないため、青潮発生の必要条件を解析的に示したにとどまっているが、従来より指摘されてきた北偏風によって生起する鉛直循環流の重要性に加えて水平流速の鉛直方向勾配の増大や海面冷却に伴って促進される鉛直渦動拡散係数の増加として鉛直混合に及ぼす影響を定量的に示すことが可能になった。

今回のモデル計算により算定された鉛直渦動拡散係数は数時間の間に $10^{-4} \sim 10^{-6} (\text{cm}^2/\text{s})$ のオーダーで変化している。今回の計算により示された急激な鉛直渦動拡散係数の変化をもってしても東京湾奥における水温・塩分が風によって受ける急激な変化特性を若干過小評価していることは青潮現象の様に湾における流動、拡散混合に強く規定される現象を解析する際に流れについて非定常の乱流モデルを用いて解析することの重要性を示している。

今回の計算は、内湾における平均的な生態系及び水質の変化特性にとどまらず青潮の様に成層化とその破壊により局所的かつ比較的短期間に顕在化する現象を流動場を正確に再現することで予測することが可能であることを示し、底層環境の改善の重要性を明らかにすると共にその影響評価の可能性を示した。

参考文献

- Blumberg, A. F. and G. L. Mellor. 1983. Diagnostic and prognostic numerical circulation studies in the South Atlantic Bight. *Journal of Geophysical Research*, 88 : 4479-4592.
- Blumberg, A. F. and G. L. Mellor. 1987. A description of a three-dimensional coastal ocean circulation

model, 1-16. In N. Heaps (ed.), *Three-Dimensional Coastal Ocean Models*. American Geophysical Union.

Blumberg, A. F. and Goodrich, D. M. 1990. Modeling of wind-induced destratification in Chesapeake Bay. *Estuaries*, 13, 236-249.

Bowen, I. S. 1926. The ratio of heat losses by conduction and by evaporation from air water surface. *Physical Review*, v. 27.

Brutsaert, W. 1975. On a derivable formula for long-wave radiation from clear skies. *Water Res. Reseach*, v. 11, n. 5.

Fofonoff, N. P. 1962. Physical properties of sea-water, 3-30. In *The Sea*, Vol. 1. Interscience, New York.

Galperin, B. and Mellor, G. L. 1990. A time-dependent, three dimensional model of the Delaware bay and river system. Part I: Description of the model and tidal analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 31: 231-253.

柿野純、1986. 東京湾奥部における貝類へい死事例 特に貧酸素水の影響について、水産土木、v23、n1:41-47.

柿野純、松村皐月、佐藤喜徳、加瀬信明、1987. 風による流れと青潮との関係、日本水産学会誌、53(8):1475-1481.

環境庁水質保全局、1990. 青潮の発生機構の解明等に関する調査

国立環境研究所、1996. 閉鎖性海域における水界生態系機構の解明及び保全に関する研究、国立環境研究所特別研究報告、SR-20-96.

木幡邦男、1995. 海域の富栄養化と青潮、かんきょう、20:14-17.

Mellor, G. L. 1973. Analytic prediction of the properties of stratified planetary surface layers. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 30 : 1061-1069.

Mellor, G. L. and T. Yamada. 1974. A Hierarchy of Turbulence Closure Models for Planetary Boundary Layers. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 31 : 1791-1806.

Mellor, G. L. and T. Yamada. 1982. Development of a turbulence closure model for geophysical fluid problems. *Review of Geophysics and Space Physics*, 20 : 851-875.

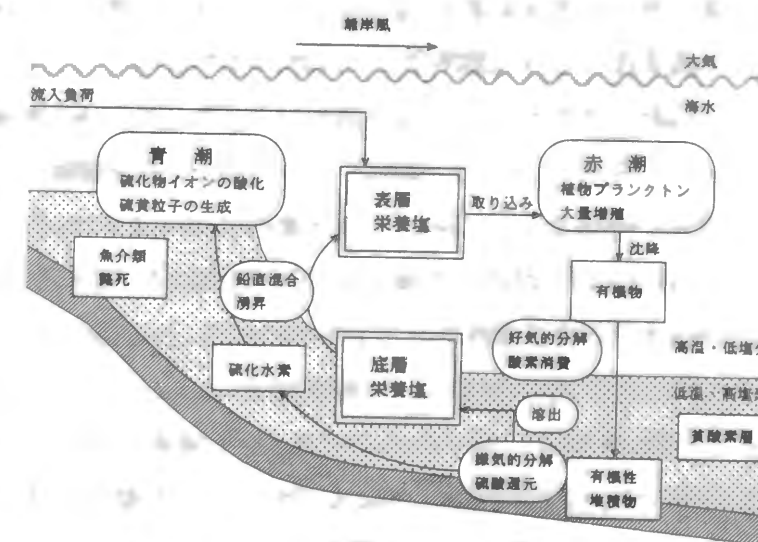
日本海洋学会（編）、1991. 海と地球環境、東京大学出版会、p. 409.

Oey, L. Y. 1996. Simulation of mesoscale variability in the Gulf of Mexico: Sensitivity studies, comparison with observations, and trapped wave propagation. *Journal of Physical Oceanography*, 26: 145-175.

大島幸一、小田巻実、下平保直、松島弘、西田浩志、佐藤敏、1989. 閉鎖性水域の風による流動および物質移動などの調査・評価手法に関する研究、平成元年度環境保全研究成果集、103-1～12. 環境庁企画調整局環境研究技術課編

Wunderlich, W. O. 1972. Heat and mass transfer between a water surface and the atmosphere. *T.V.A. Engineering Laboratory, report* No. 14, Norris, Tennessee.

内湾における栄養塩濃度の適度な増加は、一次生産を増加させることで漁獲高の増大が望めるため、一般に便益をもたらす結果となる。(例えばNixon 1988) が、過剰な栄養塩の供給は富栄養化をもたらし、赤潮のようなプランクトンの大量増殖をまねき、初夏から秋にかけて湾の成層に伴い鉛直混合が抑制されると沈降した有機物が分解されることによる酸素消費に供給が追いつかず、底層において貧(無)酸素化が進むことになる(例えばOfficer et al. 1984、渡辺、木幡1995)。青潮は、底層の無酸素水塊が風による成層破壊に伴い沿岸部に湧昇することで顕在化するが、これら一連の生化学的水質変化及び物理的機構を木幡(1995)は、図-6。



- 133 -

1の様に青潮発生海域の鉛直構造の概念図としてまとめている。

図-6. 1からも明らかなように、内湾における典型的な生態系破壊現象である赤潮及び青潮発生はいずれも内湾における富栄養化に伴う植物性プランクトンの増殖の加速に伴うものである。このため、これらを抑制するためには、両者とも内湾における栄養塩のコントロールが重要になる。1章において述べたように、植物性プランクトンの増殖を考慮する際に対象となる栄養塩は主として窒素及びリンである。これらの栄養塩濃度が植物性プランクトンの増殖を制限すると考えられているが、Howarth(1988)は、次の3種類に栄養塩制限の定義を区別している。①現時点で存在する植物性プランクトンの増殖の制限。②植物性プランクトン種の遷移を許した一次生産量の潜在的速度の制限。③全生態系の生産量の制限。今後の内湾生態系の保全を考える場合、栄養塩濃度の変化に伴い、優占種の遷移なしに現存するプランクトン種の増殖のみが変化することは考えられないので、②と③の栄養塩制限の定義及びこれらの違いが重要な意味合いを持つてくる。

有機汚濁の内部生産に関する問題を議論する場合にはまず、②の一次生産量の潜在的速度制限が重要な役割を持つ。須藤(1996)は、窒素・リンがもつ潜在的な酸素消費量として、次に示す例を挙げて説明している。すなわち、「BOD₂₀mg/lの処理能力を有する生活排水処理施設から放流される処理水(T-N30mg/l, T-P3mg/l)では、藻類増殖の潜在能力は1lの処理水当たり500mgあり、COD_{mn}に換算すると約250mgある。」。現実には全ての窒素・リンがプランクトンに固定されるわけではないし、表層においては大気からの酸素供給及び藻類の光合成によって酸素消費をまかなえるが、動植物性プランクトンの死骸、排泄物、沈降性粒子に吸着している溶存態有機物等は底層に沈降・分解し、先にも述べたように成層化が進行すると、底層において酸素を消費し、底層の貧(無)酸素化をまねく。以上のことから、窒素・リン濃度のコントロールが内湾生態系及び水質管理にとって重要なことは論を待たない。

窒素・リンのうち、どちらか一方が欠乏していれば植物性プランクトンの増殖を制限しうることから、栄養塩制限について考察する場合、窒素とリンの存在比率が問題となる。海洋の植物性プランクトン細胞の物質の構成モル比はRedfield ratio(Redfield 1958)と呼ばれる炭素(C):窒素(N):リン(P)の割合106:16:1によって近似される。このため、内湾水の窒素とリンのモル濃度比が16以下であれば窒素が、以上であればリンがプランクトンの増殖を制限する可能性が高い。東京湾や大阪湾についてこの比率を見ると、どちらも16以上となっており、リン制限になっている可能性が高い。海外の事例を見ると、湖沼においてはリン制限となるものが多いのに対して内湾では、下水処理水の割合が多いことから窒素制限になっている場合が多いという指摘がある(Howarth 1988)ことを勘案すると、日本の内湾においては窒素濃度がリン濃度に比べて高いと言えることができる。

日本の内湾における水質からこれら内湾において一次生産はリン制限である場合が多いと考えられるが、窒素・リン比は季節変動が激しく、特に夏期には底質からの回帰に起因すると考えられるリン濃度の上昇が見られる内湾もあり、窒素制限になる場合もあると考えられるため、水質管理の施策としてリンのみをコントロールするのは適切とは言えない。これは、一つには窒素・リン比の変化に伴い、植物性プランクトンの種組成が変化するため、リンのみの削減を行って窒素が非常に高い場合にどのような種が優占種になるか不明であることもある。しかし、これに加えて赤潮や青潮現象が生起する状況に共通している内湾における海洋構造として成層化が挙げられる。リンは懸濁性粒子に吸着しやすいことを勘案すると内湾における窒素・リンの挙動は異なり、成層化により表層と底層において窒素・リン比が大きく変化することもある。一般に一次生産量を規定するのは表層における栄養塩濃度と考えられるが、4章までに作成したモデルによる赤潮発生の検証計算からも分かるように赤潮を引き起こす*C. antiqua*にとっては、赤潮発生時に必ずしも表層において栄養塩を必要とせず、むしろ底層での栄養塩濃度に増殖速度が影響を受けることも判明しており、内湾全体としてたとえリン制限になっていても底層において窒素制限になっていれば赤潮発生の潜在力を考える場合、窒素制限と考えた方が良いということもあり得ると考えられる。このため、栄養塩のコントロールを行うに際しては窒素・リンのバランスのとれた削減を行うことが望まれる。

栄養塩のコントロールは流域からの負荷削減により行うことが必要であるが、このような計画を立てる場合、まず目標としてどれだけの削減が必要なのかを算定する必要がある。目標設定の手法として、National Research Council(1993)は*Environmental-Quality Driven Approach*という考えを提起しており、今後の内湾水質管理において基本になると考えられる。内湾における水質及び底質管理のための工学システムの設計は図-6. 2に示されるフローチャートにより行うことができる。ここに示されたのは下水道計画を例にしているが、他の点源、非点源汚染の管理についても同様の手法の適用は可能である。以下に、この図の中で本研究で議論してきたモデルがどの様に使用できるかについて議論する。

今回の研究対象としたモデルは、赤潮モデルについては健康な生態系、美しい景観の保全という目標の達成と内湾水質の目標値との間を関連づけることが可能である。瀬戸内海における赤潮現象については原因種が*C. antiqua*の場合という制限はあるが、発生のための必要条件を算定することが可能になった。また、数値実験から栄養塩濃度について現況の3割以上の削減が出来れば赤潮発生の可能性が激減することが示唆された。栄養塩濃度と一次生産を関連づけただけの通常の水質モデルと異なり、赤潮原因種の生態特性を適切にモデル化したことで栄養塩濃度と赤潮発生条件とを定量的に関連づけることが可能になった。このモデルを利用することで、例えば内湾における水質目標値の設定が可能となる。

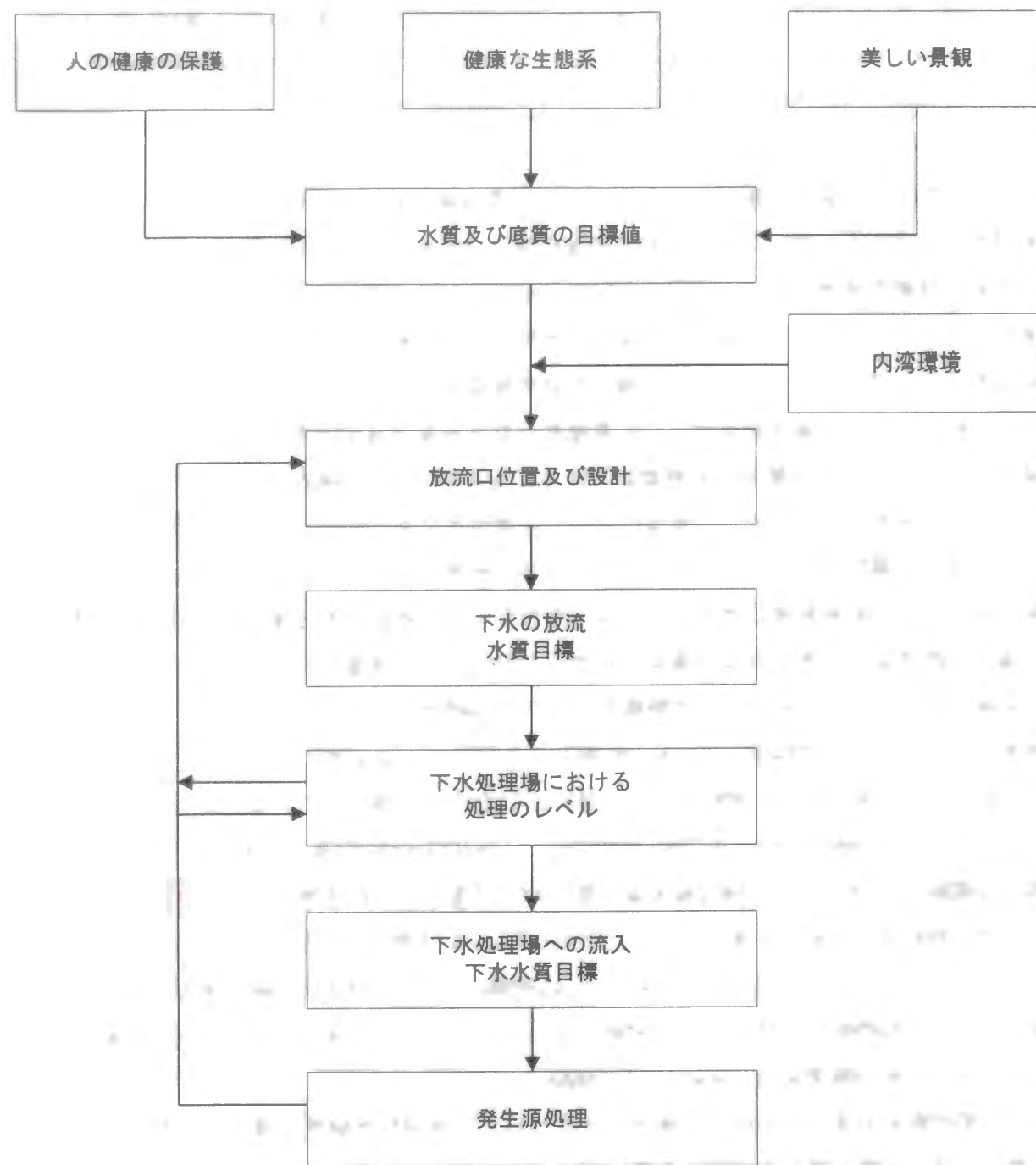


図-6. 2 都市下水システム設計のための水質・底質から導かれる手法の概念図

(National Research Council 1993)

さらに、青潮解析に用いたモデルに関して言えば、流動場に規定される内湾環境を基に、水質目標の達成のために例えば下水処理水の放流口位置や設計の違いによる内湾水質の変化を算定することも可能になる。本研究で用いたモデルには水温・塩分以外の水質項目を含んでい

いたため、完全なものではないが、水質項目を含むことでこの様な目的のために利用することもできる。

また、赤潮モデルは、種間競合及び種組成遷移についてもメゾコズム実験データを用いて検証した。そして、種組成遷移には表層での混合状況とそれに伴う栄養塩の鉛直分布が珪藻類と *C. antiqua* の競合に大きく寄与しているという結果を示したが、ここで、珪藻類は他の藻類に比べて増殖のために珪酸を必要とすることにも注目すべきであると思われる。

富栄養化した内湾においてより優占種となりやすい鞭毛藻類や *C. antiqua* に比べて、一般に多くの珪藻類は毒性を持つこともなく (Anderson 1995)、食物連鎖の中で高次の捕食者にとってより良好な餌となっている (Doering et al. 1989) という指摘もある。窒素・リンの負荷源は人為的なものに起因することが多いため、流域での人間活動の影響により内湾におけるレベルが上昇しているのに対して、珪酸の場合はその発生源が主に自然のものであるため変化が無く、内湾における Si:N 及び Si:P 比が減少することも Officer and Ryther (1980) により指摘されている。Smayda (1989) は Si:N 及び Si:P 比の減少に伴い赤潮の発生が増加すると述べており、栄養塩コントロールを考える際には窒素・リン濃度のみならず珪酸に対する窒素・リンの比率についても考慮する必要があるであろう。

内湾における水質管理手法として、図-6. 2 に示した手順で目標を達成するための下水処理システム等の社会資本整備を進めることが基本であることに違いはなく、理想と考えられるが、一方で、このためのコストは膨大なものとなると考えられる。費用便益については本研究の主題ではないのでここでは特に詳細な議論を行わないが、現在の日本において食料の約 6 割を輸入していること、東京湾について見れば、日本の総人口の約 4 割が流域に集中していること、さらに、農業生産に用いられる窒素肥料等に起因する窒素・リン負荷を完全に富栄養化を抑制するレベルにまで処理することはコストだけでなく技術的にも極めて困難であると考えられる。須藤 (1996) は、東京湾における水環境保全への取り組みの中で東京湾にこれから求められることとして ① 負荷削減による水質改善対策、② 物質循環機能の維持回復、③ 浄化機能の維持回復、④ 水とふれあい、親しむ機会の増加、⑤ 多くの人との合意形成を挙げている。このうち、物質循環機能の維持回復の中で単に窒素・リン等の排水処理を進めるだけでなく、食物連鎖を通じた循環機能を高めることにより、窒素・リン等を少しでも系外に取り出すことを考えるべきと指摘している。また、このためには、干潟や浅場の保全、直立護岸の改善、藻場の造成など自然の生態系の回復能力の増大を測ることが必要であると述べている。漁業生産を再び盛んにすることで、食卓を通じて東京湾の保全・回復に貢献するという考えであるが、示唆に富むものといえる。食物連鎖を通じた循環機能を高めるためには、現在減少してきている Si:N 及び Si:P 比を人工的に高めるという選択肢もあると考えられる。例えば、下水処理水に適切な

量の珪酸を添加することで、植物性プランクトンの構成種をより珪藻類主体にし、赤潮の発生を抑制すると共に、漁獲高を増大させて窒素・リンを内湾から除去することで酸素消費を抑制することが可能になるかもしれない。Howarth(1988)の③の栄養塩制限の定義にも関連するが、全生態系としての生産量の質を変化させてより高次のtrophic levelの生物量を上げることができれば有望な内湾生態系、水質管理対策の一つとなる可能性がある。

内湾の生態系、水質管理においても環境基本法にもうたわれた循環が重要なキーワードになると考えられる。内湾と流域を一つの閉じたシステムとして考え、この中での循環を加速することで内湾の生態系、水質の改善が進めば、食料の自給率向上、或いは小魚は肥料として使用することで系外からの栄養塩の入力を減らすことも可能で、より一層の効果が期待できる。流域内でも小規模な栄養塩循環による栄養塩対策を行えば、内湾への栄養塩負荷量を減少させることが可能であると共に内湾から流域へ食物連鎖を利用しての大きな循環が確立されれば、内湾の生態系、水質管理に寄与することができると考えられ、このような循環の仕組みを打ち立てることが今後の内湾の生態系、水質管理において重要になると考えられる。

Anderson, D. M., 1995. Toxic red tides and harmful algal blooms: A practical challenge in coastal oceanography. *Reviews of Geophysics, Supplement*, pp1189-1200.

Doering, P. H., C. A. Oviatt, L. L. Beatty, V. F. Banzon, R. Rice, S. P. Kelly, B. K. Sullivan, and J. B. Frithsen. 1989. Structure and function in a model coastal ecosystem: Silicon, the benthos and eutrophication. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52:287-299

Howarth, R. W. 1988. Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology & Systematics* 19:89-110

木幡邦男、1995. 海域の富栄養化と青潮、かんきょう、20:14-17.

National Research Council, 1993. Managing wastewater in coastal urban areas, National Academy Press, Washington, D. C.

Nixon, S. W. 1988. Physical energy inputs and the comparative ecology of lakes and marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 33:1005-1025

Officer, C. B., and J. H. Ryther. 1980. The possible importance of silicon in marine eutrophication. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3:83-91

Officer, C. B., R. B. Biggs, J. Taft, L. E. Cronin, M. A. Tyler, and W. R. Boynton. 1984. Chesapeake bay anoxia: origin, development, and significance. *Science* 223:22-27

Redfield, A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46: 205-222

Smayda, T. J. 1989. Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: A linkage?. In (Eds.) Cosper, E. M., V. M. Bricelj, and E. J. Carpenter. *Novel phytoplankton blooms: Causes and impacts of recurrent brown tides and other unusual blooms.* 449-483

須藤隆一（監修）、1996. 内湾・内海の水環境、ぎょうせい

渡辺正孝、木幡邦男、1995. 内湾の環境保全 赤潮の発生機構と青潮の生成環境、環境科学会誌、8(4): 449-460.

第7章 結論

本研究では、内湾生態系のモデル化とモデルによる解析から得られた知見に基づく内湾における水質管理手法について考察を行った。内湾生態系のモデル化としては生態系破壊現象として顕著な現象である赤潮と青潮についてモデル化を行った。赤潮のモデルでは特に瀬戸内海において原因藻類として特定されている*Chattonella antiqua*についてその生態モデルを作成し、青潮のモデルでは、特定藻類による現象ではなくむしろ湾における成層化、風による成層破壊が青潮現象を引き起こしていることに鑑み、流れに重点を置いたモデルを利用し解析を行った。

これらのモデルの目的は、実際に内湾生態系、水質管理を行う際の基礎資料を提供することであり、赤潮モデルについては原因となる*C. antiqua*の生態を詳細にモデル化することである環境条件の下で赤潮発生の潜在性がどれほどかを定量的に評価することを目指した。このモデルを使用することで例えば栄養塩濃度をどの程度削減すれば赤潮の発生が目に見えて減少するかについての評価を行いうる可能性が高まった。青潮モデルについては、内湾生態系を規定する流動場を的確に再現しうることが判明し、このモデルを使用することで、青潮発生の機構解明を確度高く行うことが可能になった。

以下に、それぞれの章ごとに簡単にとりまとめ本研究の結論とする。

第2章においては、鉛直一次元赤潮発生評価モデルの作成を行った。このモデルの目的は先に述べた通りである。*C. antiqua*は鞭毛を持ち昼は上昇運動し、夜には下降運動する日周鉛直移動を行うラフィド藻で、瀬戸内海においてしばしば赤潮を引き起こすプランクトンである。第2章ではこの*C. antiqua*の生態について詳細に検討した制御実験系（マイクロコズム）を用いた実験から得られたデータを基に、増殖過程と栄養塩摂取過程を連結させないという特徴を持つモデルを作成した。これは、底層にのみ栄養塩が存在する条件の下に行ったマイクロコズム実験から*C. antiqua*の持つ日周鉛直移動と夜間の底層における栄養塩摂取が明らかになったこと、また*C. antiqua*赤潮が発生する現場においては、日周鉛直移動に伴い周囲水の栄養塩濃度が急激に変わるため増殖過程と栄養塩摂取過程が連結しないことが考えられるため、これらを独立させてモデル化を行う必要があったためである。作成したモデルは、増殖過程については、Dr-oop型のモデル、栄養塩摂取過程についてはMichaelis-Menten型のモデルを用い、パラメータ値については国立環境研究所において行われた培養実験結果から得られたものを用いることでマイクロコズム実験から得られたデータを良好に再現した。

第3章においては、まず、現場海域に設置した隔離水塊（メゾコズム）を用いた実験において観測された*C. antiqua*の現場での日周鉛直移動データを用いて第2章において作成したモデ

ルの日周鉛直移動に関する部分の検証を行った。第2章で作成したモデルの検証には水深1.5mのマイクロコズムを用いた実験データを用いたため、*C. antiqua*は夜間に水槽の底に達してしまい、このため現場においてどれほどの水深まで下降するのか不明のままであった。このため、現場海域での赤潮発生の必要条件を算定するには不足であったので、*C. antiqua*の現場での日周鉛直移動データを用いて日周鉛直移動に関する部分の検証を行った。

観測値と計算値を比較することで*C. antiqua*赤潮発生の必要条件を算定する上で非常に重要な発見があった。最初の計算では*C. antiqua*の下降運動に対して特に制限を与えず明暗周期に併せて上昇、下降を繰り返す日周鉛直運動のパターンを与えて計算を行っていたが、これでは観測値に見られた水深7.5mでの細胞濃度のピークを再現することは出来なかった。このため、計算で水深8m以深には*C. antiqua*は自発的に下降運動しないという制約を与えたところ、前に述べたピークを再現し、さらに観測が行われた期間中の日周鉛直移動による*C. antiqua*細胞濃度の鉛直分布の変化を良好に再現した。

モデルは離散化した格子間隔が1mであったため8m以深には下降しないとしたが、実際に7.5m以深に下降しない理由について考察を加えた。既存の移動性のプランクトンに関する研究で彼らが下降を忌避する要因として挙げられている底層での低水温、低溶存酸素、高塩分濃度については、観測値からは特に*C. antiqua*の下降運動を妨げる程のものとは考えられなかった。現在のところ、この下降停止の理由は特定しきれなかったが、栄養塩成層の直下で下降運動が停止していることから、細胞内栄養塩含有量の増加により下降を停止した可能性が残った。この下降水深は*C. antiqua*が赤潮を引き起こすまでに増殖するために必要な栄養塩摂取がどの水深まで可能かを左右する重要なパラメータである。

さらに第3章においては、上述した7.5mまでの下降運動が一般的なものという仮定の下に現場海域における夏期の1ヶ月を想定した条件で種々の数値実験を行った。これらの結果から、現場海域の環境条件を勘案すると*C. antiqua*赤潮発生の必要条件として、浅い栄養塩成層(6m程度)が安定して形成されること、高温・高塩分の黒潮の貫入で底層水温が上昇し、大量のシストが発芽すること、動物性プランクトンによる捕食圧が低いこと、さらに、海水の交換が制限されることが必要であることが示された。このような条件は、瀬戸内海に夏期によく現れる風の状態の時に生じやすいと考えられる。また、栄養塩濃度と各trophic levelの間の関係に関連づける既存の水質モデルと異なり、*C. antiqua*の増殖のポテンシャルを定量的に評価するモデルを作成したことで、水質管理計画を策定する際に目標を赤潮の軽減という定量化しにくいものにすることが可能となった。例えば、数値実験結果は湾の窒素・リンレベルを3割低下させられればかなり赤潮発生の頻度を低下させられることを示唆した。

第4章においては、第3章までにおいて作成してきたモデルが*C. antiqua*単体のみを対象にし

てきたのに対して、これをさらに発展させて他の競合する藻類の影響をも含めたモデルとして作成した。第3章までにおいて考慮してきた海洋環境はどれも安定した栄養塩成層が形成されている条件であり、この栄養塩成層が浅い位置に存在すれば、赤潮の発生の可能性が高まるというものであった。しかし、実際の海洋では風等による攪乱を受けて表層における混合状態は時事刻々と変化し、また河川からの流入に伴い表層への栄養塩の供給が行われる。第4章で作成したモデルはこの様に環境条件が変化した場合に*C. antiqua*を含めて他の藻類がどの様に競合し、優占種が遷移していくかを調べるのが目的である。

モデルは*C. antiqua*の他に珪藻類、渦鞭毛藻類を含め、現場海域に設置した隔離水塊(メソコズム)を用いた実験において人為的栄養塩注入や、表層混合の強度の変化に伴って観測されたこれら種組成の変化のデータを用いて検証された。その結果、実験開始時には表層混合が強くまた珪酸が豊富に存在したため珪藻類が優占になり、その後表層混合の抑制と珪酸の欠乏により鉛直移動を行う渦鞭毛藻類、そして最後に*C. antiqua*が優占種になる過程を再現した。これは、海洋の植物性プランクトンの種組成遷移として提示されている4つのステージに類似したパターンであり、*C. antiqua*赤潮の発生がかなり方向性を持った種組成遷移の結果生起しているものであることを強く示唆するものである。ここで述べた4つのステージとは、十分混合した栄養塩濃度の高い環境の下で細胞が小さく、表面積/体積比が小さく比増殖速度の高い珪藻類が初期の優占種となり、その後、やや大型で比増殖速度の劣る珪藻類や渦鞭毛藻類及び円石藻類が増加し、最後に表層における栄養塩が低下し、成層化が起こったときに珪藻類は沈降し、鉛直移動を行う種が優占になる。この条件が数週間続くと赤潮の発生により種組成遷移の1サイクルが終了し、栄養塩が再び賦課されることで最初のステージに戻るというものである。さらに、第4章において行った種間競合の数値実験からは、表層での混合が珪藻類と*C. antiqua*との競合に大きな影響を及ぼし、成層が安定し混合が抑制されている条件では*C. antiqua*が優占になるが、十分に表層が混合していれば栄養塩摂取速度において勝る珪藻類が*C. antiqua*との競合に打ち勝つという結果が得られた。これは、*C. antiqua*赤潮が、何らかの影響で急激に増殖するいわゆるin-situ growthの結果ではなく、安定した浅い栄養塩成層という環境条件の下、日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取という特異な生態特性を持つことにより起こっているということを示すものである。

第2章から4章では、原因藻類(*C. antiqua*)が特定され、その生態についての研究が進んでいた赤潮について、*C. antiqua*の生態モデルを作成することで解析を行ってきたが、第5章においては、赤潮と並んで顕著な生態系破壊現象である青潮について検討を行った。青潮については、特定の藻類の増殖により発生するものではなく、内湾の成層化に伴い、外部、または内部的に生産された有機物が沈降・分解する過程における酸素消費により、成層化して表層からの

酸素供給が抑制された底層水が貧（無）酸素化し、これが風によって成層破壊と湧昇流が引き起こされることで、表層まで酸素が欠乏した状態になる現象であることから、生態モデルについては特に言及せず、むしろ青潮現象発生の物理機構について再現するため3次元の海洋循環モデルを東京湾に適用し、湾奥部における成層破壊と湧昇流発生（青潮現象）の解析を行った。この結果、南北方向に強い風が吹いた場合いずれの場合も成層破壊が起こるが、湾奥部を他の湾から切り離して考えると、北風の場合は、湾奥部の表層水が沖合に流出し、底層水が湾奥に流入することから湾奥部の水柱全体が底層水質によって置き換わるため、表層までが貧酸素化し青潮現象が起こること、南風の場合は、この逆で湾奥部の表層に沖合の酸素濃度の高い表層水が流入し、湾奥部の底層水が沖合へ流出するため、湾奥部の水柱全体が表層水質によって置き換わり、底層への酸素供給を行うことが示唆された。青潮現象解析から得られた知見は内湾における生態系は、生態系にとって重要な酸素濃度変化がこの様に流動場によって規定されていることから分かるように流動場と切り離して考えることは出来ず、流動を解析する物理モデルと生態系モデルを結合することで内湾生態系、水質管理に資するモデル化が可能になることを示した。

第6章においては、第5章までに作成してきたモデル群は、内湾における生態系、水質管理を行う上でその計画策定のための基礎資料を提供するものであるということを言及した。また、今後の内湾管理において、栄養塩負荷量のコントロールによる赤潮低減策については、窒素・リンのバランスのとれた削減が望ましいこと、また、種組成遷移に関連して考えられる対策として、富栄養化した内湾において窒素・リンに比べて濃度が低下していると考えられる珪酸を例えば下水処理水に添加することで、上位の捕食者に都合の良い珪藻類が優占する植物性プランクトン構成を実現し、さらに漁獲量の増大という形で窒素・リンを湾外に除去し、赤潮の抑制、さらには酸素消費量を低減させることで青潮についても発生を軽減させるという手法を提言した。流域と内湾をひとまとめた範囲の中で窒素・リンの循環がこの様な形で完結すれば、外部からの食料や肥料の輸入量を低減させることができると考えられ、内湾において底泥という形で栄養塩が累積的に増加する速度も抑制することができるため、今後の研究課題と考えられる。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、その機会を与えて頂き、御指導を賜った京都大学大学院教授 内藤正明先生に深く感謝致します。また、論文草稿に目を通して頂き、貴重な御指導を賜った京都大学大学院教授 松井三郎先生、同大学院教授 棚津家久先生に感謝の意を表します。

本論文は、国立環境研究所における研究成果をまとめたものである。本研究に入る端緒を与えられ、熱のこもった議論を通じて終始御指導、御鞭撻を賜った同研究所部長 渡辺正孝先生に心から深謝致します。同総合研究官 木幡邦男先生には貴重な御指導、御示唆を頂き感謝の意を表します。また、自由な研究の場を与えて頂き、大変お世話になると共に励ましていただいた室長 村上正吾先生をはじめとする水環境工学研究室の皆様方に御礼申し上げます。

本論文で対象とした国立環境研究所における研究に大きな困難を感じることなく着手できたのは、建設省土木研究所における研究を通して同研究所元部長 藤本成先生（現、（株）アイ・エヌ・イー筑波研究所代表取締役社長）、同研究所元部長 下村周先生（現、（財）ダム水源環境整備センター理事）、同研究所前地質官 竹林征三先生（現、（財）土木研究センター風土工学研究所所長）に御指導頂いたおかげであり、研究活動の場を与えて頂きましたことと共に感謝の意を表します。

最後に、筆者が研究の道に入るきっかけを与え、今日に至るまで御指導、御鞭撻を賜った京都大学名誉教授 中川博次先生に改めて心から深謝致します。